UNIVERSITÉ PAUL SABATIER

Master 2 Recherche –
Biodiversité, Ecologie et Evolution

2007
AUTHIER Matthieu
La micro-évolution en conditions naturelles :
le cas de la taille corporelle chez l'Otarie à fourrure subantarctique
(*Arctocephalus tropicalis*, Grey 1872) sur l'île d'Amsterdam, Océan Austral.

Stage de recherche effectué dans le laboratoire **Evolution et Diversité Biologique (EDB)**, sous la direction d'**Emmanuelle Cam (EDB) & Christophe Guinet (CEBC)**.

Soutenu le 25 juin 2007 devant la commission d'examen.

Le présent rapport constitue un exercice pédagogique qui n'engage en aucun cas la responsabilité du laboratoire d'accueil

SOMMAIRE

Résumé

Remerciements

Introduction p.1

Matériels & Méthodes p.4
- Site de l'étude et espèce étudiée p.4
- Génétique Quantitative : théorie p.5
- Génétique Quantitative : données disponibles et sélection de modèles p.7
- Génétique Quantitative : paramètres calculés p.13
- Analyse de Sélection p.15
- Réponse à la Sélection p.17

Résultats p.18
- Génétique Quantitative p.18
- Analyse de Sélection p.21

Discussion p.22
- Héritabilité p.22
- Sélection p.24
- Validité des hypothèses et limites p.25

Conclusion et perspectives p.27

Bibliographie p.28

Glossaire p.31
Annexe 1 : Mini-Revue p.33
Annexe 2 : Calcul du Succés Reproducteur à Vie p.34
Annexe 3 : Effet de l'âge de la mère sur la taille des juvéniles p.35
Annexe 4 : Approche Bayesienne de l'Estimation des Composantes de la Variance p.37
Annexe 5 : Code des programmes AIRemlf90 et ASReml 2.0 p.39
Annexe 6 : Abbréviations p.41

RÉSUMÉ

La génétique quantitative offre un cadre théorique approprié pour étudier la microévolution dans les populations naturelles, notamment grâce à l'utilisation de modèles linéaires mixtes généralisés. Ceux-ci, appelés « modèle animal », s'accommodent efficacement de données non-équilibrées et de pédigree complexes, typiques des études observationnelles, afin d'estimer les composantes de la variance phénotypique. Ici, l'héritabilité d'un trait morphologique et la pression de sélection s'exercant sur ce trait sont estimés en vue de documenter un cas de microévolution chez une espèce de mammifère marin à croissance continue : l'Otarie à fourrure subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*) se reproduisant sur l'île d'Amsterdam dans l'Océan Austral. Un « modèle animal » multi-trait modélisant la taille corporelle à trois stades ontogéniques (naissance, sevrage et adulte) révèle une héritabilité variable au cours de la vie des otaries. Cette variabilité traduit dans une certaine mesure l'importance d'effets maternels et d'effets environnementaux. Toutefois, elle est également le résultat de fluctuations de la variance génétique additive en fonction de l'âge des individus. En outre, le modèle met également en évidence une sénescence des femelles. Par ailleurs, sur l'île d'Amsterdam, la taille corporelle des femelles adultes est un facteur déterminant de leur succès reproducteur à vie, ce qui est confirmé par notre analyse de sélection : une pression évolutive vers un accroissement de la taille corporelle des otaries adultes à la génération suivante s'exerce sur la colonie d'Amsterdam. Cette étude offre une première estimation de paramètres de génétique quantitative chez une espèce de carnivores marins, augmentant alors le spectre d'espèces concernées par les études faisant appel à un « modèle animal ». Toutefois, les résultats doivent être considérés avec une prudence certaine car le jeu de données ici utilisé reste modeste et largement biaisé vers les femelles. De plus, l'utilisation de « modèles mixtes » pour les problèmes d'estimation constitue à l'heure actuelle un champs actif de recherche, avec encore de nombreuses zones d'ombres.

Studies of microevolution in natural populations have recently benefited a surge of interest due largely to the application of a mixed-model methodology developed in animal breeding sciences. Generalized linear mixed-models, a.k.a. the « animal model », enable ecologists to address evolutionary questions despite unbalanced data-sets and complex pedigrees typical of demographic and observational studies. The « animal model », through a thorough partitioning of the phenotypic variance of a trait of interest, allows the estimation of interesting quantitative genetics parameters. Here, we use a multi-trait « animal model » to estimate the heritability of a morphological trait at three different ontogenetic stages (at birth, weaning and adulthood) in a marine mammal : the Subantarctic furseal (*Arctocephalus tropicalis*) breeding on Amsterdam Island, Southern Ocean. Body length in this population is heritable but not constant througout the entire life of individuals. Such a pattern not only stems from others sources of variances such as maternal effects and permanent environment effects, but also from fluctuations in the additive genetic variance underlying body length in this species characterized by an indefinite growth. In addition the model suggests a decreased performance of female adults late in life, *i.e.* senescence. In this population, body length is an important predictor of females' lifetime reproductive success, a pattern in agreement with our selection analysis. A positive directional selection differential is acting in the studied population towards an increased adult body length. This study adds to the wealth of documented instances of micro-evolution in natural populations and expands the phylogenetic spectrum of studied species by including a marine carnivore. Yet, results should be interpreted with some caution as the actual study use a rather small dataset biased toward female furseals and a shallow pedigree. Morevover, mixed-model methodology is an active field of investigation with many dark corners.

FICHE de REMERCIEMENTS

Conception du projet et formulation des hypothèses

M. Guinet Christophe est l'initiateur du suivi de la population d'Otarie à fourrure sur le district d'Amsterdam et des campagnes de terrain sur l'Archipel de Crozet dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. Il est à l'origine de ce projet de Master et de la volonté d'utiliser un « modèle animal » afin d'élucider l'héritabilité de la taille chez les otaries à fourrure subantarctiques. Je tiens à le remercier vivement de m'avoir offert l'opportunité de faire ce stage de Master 2.

Collecte des données

Je souhaite remercier tout particulièrement Mme Besson Dominique pour son aide incommensurable pour la gestion et l'extraction des données. Récolter ces dernières sur le terrain a demandé la participation de la 44ème à la 57ème mission d'Amsterdam. Je souhaite remercier tout particulièrement M. Thyrland Pierre, M. LeBouard Fabrice, Mlle Huguet Olivia, Mlle Verrier Delphine, M. Thiebot Jean-Baptiste, l'ensemble de la 56ème mission, et « mon » équipe de volontaires : Mlle D'Argouges Odile, Mlle Royer Anne, M. Legendre Vincent, M. Saurel Jean-Marie et M. Allag Alexandre.

Concernant la bibliographie, je souhaite remercier Mme Kruuk Loeske de m'avoir fait parvenir un grand nombre de ses publications et M. Thébaud Christophe de m'avoir laissé consulter (et monopoliser) certains des ouvrages de génétique quantitative de sa bibliothèque.

Analyse des données

Concernant l'utilisation du « modèle animal », une précieuse aide m'a été apportée par plusieurs chercheurs de l'INRA d'Auzeville. Je suis gré à M. Chevalet Claude et Mme San Christobal Magali de m'avoir reçu et orienté vers Mme David Ingrid (utilisation du logiciel ASReml 2.0) et M. Legarra Andres afin de discuter de l'utilisation et la formulation des « modèles animaux ». M. Legarra m'a aiguillé vers les programmes BLUPF90, m'a renseigné sur le calcul des erreurs standards des composantes de la variance et sur une approche Bayesienne du problème d'estimation. Je le remercie également de m'avoir fait parvenir une documentation compléte sur les modèles mixtes (Foulley 2003).

Je tiens à remercier grandement Mlle Cam Emmanuelle pour ces nombreux conseils et ses éclairages sur la théorie de l'information, l'utilisation de modèles en général (et les problèmes de convergence) et les nombreuses publications qu'elle m'a fournit.

Je tiens également à remercier M. Beauplet Gwenaël de m'avoir rapidement adressé ses fichiers de données et sa méthodologie concernant le calcul du succès reproducteur à vie.

Je remercie pour leur aide sur des points de méthodologie : M. Inchausti Pablo (sur la mini-revue des héritabilités estimées à l'aide d'un modèle animal), M. Grenouillet Gaël (sur les GAM), M. Dupuis Jérôme (sur la possibilité d'un calcul de l'erreur standard des corrélations génétiques à partir de distributions marginales) et M. Jabot Franck (sur le calcul de l'erreur standard d'un produit de deux variables aléatoires). Je remercie également M. Danchin Etienne pour ses conseils sur l'interprétation de la sénescence mise en évidence dans les effets fixes du modèle.

Rédaction

Mlle Cam Emmanuelle et M. Guinet Christophe ont tous deux participé à la correction des premières version de ce rapport. Je tiens à les remercier grandement de leur patience et de leurs commentaires constructifs.

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercie le laboratoire Evolution & Diversité Biologique (EDB) de m'avoir accueilli dans le cadre de ce stage de Master 2 Recherche.

Je remercie M. Thiebot Jean Baptiste pour la photo de couverture du présent rapport et de son soutien épistolaire (à Skóðafoss, dans une tente et un duvet humides).

Je remercie également Mlle Boudahri Alicia pour sa présence indéfectible lors de ces nombreuses soirées que nous avons partagées autour d'un repas en général pantagruélique. Sans la « bande des résistants du 18 » je ne sais pas si j'aurais tenu le choc tout au long de cette année électorale schyzophrènique. Un grand merci à eux avec qui j'ai pu gloser en long, en large, en travers et en toute liberté sur le brulôt politique.

Ce travail n'aura pas été possible sans la participation de mes deux encadrants. Je ne pourrai pas remercier suffisamment Mlle Cam Emmanuelle pour ses critiques, ses remarques et sa pédagogie. Les nombreux enseignements que je retire ce stage auprés d'elle sont autant d'atouts dont je ne pouvais rêver initialement.

De la même manière, je suis extrêmement reconnaissant à M. Guinet Christophe de m'avoir permis d'aller sur le terrain rencontrer ce modèle biologique fascinant qu'est l'otarie et de faire ce stage. Grâce à lui, j'ai pu appréhender une grande partie du monde de la recherche, de la récolte des données à l'analyse de celles-ci.

Enfin, je remercie de tout mon coeur mes parents de leur soutien indéfectible tout au long de mes (longues) études. Je dédie ce mémoire à mon petit frère, Stéphane, et le félicite de son admissibilité à l'ENS.

INTRODUCTION

Introduit par Lamarck en 1809, le concept d'évolution (« transformisme ») est aujourd'hui le Grand Timonier de la biologie. Toutefois, ce n'est qu'en 1859 que Darwin introduisit un mécanisme capable d'expliquer l'évolution de la biodiversité sur Terre : la sélection naturelle. Depuis l'étude de Darwin sur les Pinsons des Galapagos (*Geospiza spp.*), de nombreuses autres études sont venues illustrer l'action de la **sélection naturelle** (*cf.* Glossaire pour les termes en gras) comme moteur de l'**adaptation** (*e.g.* Carroll *et al.* 2005) et de la **spéciation** (*e.g.* Ryan *et al.* 2007). La vie évolutive d'une espèce s'étend de sa naissance (spéciation) à sa disparition (extinction). Toutefois, entre ces deux évènements cruciaux, des changements phénotypiques liés aux variations de l'environnement peuvent survenir chez une espèce, ce sur une échelle de temps de l'ordre de la décennie, c'est-à-dire très courte (Hendry & Kinnison 1999). L'ensemble des réponses adaptatives ayant une base génétique relève de la **microévolution**, dont la prévalence dans les populations naturelles est aujourd'hui attestée par une pléthore d'exemples (Reznick *et al.* 2004). Par exemple, Réale *et al.* (2003) ont mis en évidence que l'avancement de la date de mise bas chez l'Écureuil roux (*Tamiascurius hudsonicus*) observé sur quatre générations, a une base génétique. Toutefois, cette étude montre également que la réponse des écureuils femelles face au changement de leur environnement est également en partie plastique, *i.e.* elle n'implique pas de changements génétiques dans la population.

Microévolution et **plasticité phénotypique** sont les deux mécanismes qui permettent aux organismes de s'adapter aux changements environnementaux (Frankham & Kingsolver 2004 , Nussey *et al.* 2005). Adaptations génétiques et plastiques expriment ainsi des modifications phénotypiques dont les conséquences pour le maintien d'une espèce sur le long terme sont différentes : si la plasticité phénotypique permet une réponse rapide à des fluctuations passagères de l'environnement, seule la microévolution autorise la persistence d'une espèce ou d'une population face à des modifications durables de son environnement (Réale *et al.* 2003, Frankham & Kingsolver 2004). Dès lors, une fine compréhension des mécanismes évolutifs permettant aux populations de s'adapter, et donc de se maintenir en tant qu'espèces, est nécessaire, et ce d'autant plus dans un contexte de changements globaux d'origine anthropique (Frankham & Kingsolver 2004).

L'impact des activités humaines menace de nombreuses espèces comme en atteste la première extinction documentée : celle du Dodo (*Raphus cucullatus*) sur l'île Maurice dès la fin du XVIIème siècle (Nicholls 2006). La surexploitation actuelle et passée représente une des menaces majeures pesant sur la biodiversité (Primack 2002). Par exemple, l'impact de l'intense chasse baleinière commencée au XIXème siècle pèse encore aujourd'hui sur les effectifs de certaines espèces de

cétacés (*e.g.* la baleine bleue *Balenoptera musculus*, Berta *et al.* 2006). Un autre groupe de mammifères marins, les pinnipèdes, ont également subi les ravages de la surexploitation phoquière initiée au XVIIIème siècle, notamment les espèces d'Otarie à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*) et subantarctique (*A. tropicalis*) (Wynen *et al.* 2000).

Ces deux espèces, après avoir frôlé l'extinction au début du XXème siècle, sont aujourd'hui abondamment réparties dans l'Océan Austral : les populations d' *A. gazella* se situent principalement au sud du **front polaire antarctique**, alors que celles d' *A. tropicalis* se trouvent au nord de ce front (*cf.* Carte 1, Wynen *et al.* 2000). Dans le cas de l'île d'Amsterdam (37°55'S, 77°30'E), la reconstitution des effectifs d'Otarie à fourrure subantarctique est récente : de moins de 100 individus en 1956, la population se reproduisant sur l'île est actuellement estimée à plus de 50 000 individus (Guinet *et al.* 1994). D'autre part, en dépit de l'absence d'archives attestant de la présence historique de cette espèce sur l'île de la Possession (46°37'S, 51°69'E) dans l'Archipel de Crozet avant la période phoquière, une population reproductrice y est désormais établie (Jouventin *et al.* 1982 *in* Wynen *et al.* 2000). Si un tel retour est en soi remarquable, le fait qu'il existe entre les deux populations génétiquement similaires d'Amsterdam et de Crozet (Wynen *et al.* 2000) un écart d'environ 20% et 70% pour la taille corporelle et la masse, respectivement, chez les femelles adultes (Guinet, données non publiées) l'est tout autant! En effet, les Otaries à fourrure subantarctique femelles se reproduisant sur l'île d'Amsterdam sont en moyenne plus grandes et plus lourdes que leur congénères présentes sur l'île de la Possession. Comment, en à peine plus de 50 ans, une telle différence morphologique entre deux populations d'une même espèce ayant de surcroît subi un fort goulot d'étranglement, a-t-elle pu se mettre en place ?

Chez cette espèce dit « central place forager » (*i.e.* qui présente une stratégie d'approvisionnement à partir d'un lieu central : la colonie de reproduction où a lieu la mise bas), pendant la période d'élevage de leur unique petit, les femelles alternent voyages d'approvisionnement et séjours à terre durant lesquels elles allaitent. Lors des voyages d'approvisionnement, les otaries femelles recherchent des proies spécifiques : des poissons lanternes de la famille des Myctophidés (Beauplet *et al.* 2004). Alors que les eaux autour de Crozet, abondantes en myctophidés, occasionnent des voyages d'approvisionnement relativement courts en durée et en distance (Bailleul *et al.* 2005), les femelles se reproduisant sur l'île d'Amsterdam doivent entreprendre les voyages alimentaires les plus longs décrits chez une espèce d'otaries (Beauplet *et al.* 2004). La paucité de ressources appropriés pour l'élevage des jeunes otaries autour de l'île d'Amsterdam se reflète également dans l'allongement des voyages d'approvisionnement (> 30 jours) et des distances parcourues (> 1000 km de la colonie) au fur et à mesure de l'avancement de la

période d'élevage (Beauplet *et al.* 2004). D'autre part, alors que la colonie présente sur l'île Amsterdam est probablement soumise à l'influence de phénomènes de densité-dépendance (Guinet *et al.* 1994, Guinet & Georges 2000), la population d'Otarie à fourrure subantarctique probablement établie seulement récemment sur l'île de la Possession est quant-à elle en augmentation (Guinet *et al.* 1994).

Ainsi les contextes écologique et populationnel que rencontrent les individus d'Amsterdam et de Crozet sont différents. En outre, Weimerskirch *et al.* (2003) ont mis en évidence qu'un changement majeur de régime de l'écosystème marin a eu lieu à partir des années 1960 dans l'Océan Austral. Ces changements climatiques sont récents et affectent les populations de prédateurs marins supérieurs, dont les otaries à fourrure subantarctiques. Le contraste phénotypique marqué quant à la taille des femelles adultes entre les populations de l'île d'Amsterdam et de Crozet pourrait donc résulter de changements microévolutifs liés à l'environnement.

En utilisant une approche de **génétique quantitative**, l'hypothèse d'un changement microévolutif rapide par action de la sélection naturelle sur la taille des otaries femelles observées dans la population se reproduisant sur l'île d'Amsterdam sera considérée. Pour observer une réponse adaptative sur un trait phénotypique, trois conditions doivent être réunies : (i) le trait étudié doit varier dans son expression au sein de la population considérée, (ii) cette variation doit être liée à l'**aptitude** (« fitness ») des individus et (iii) le trait focal doit être héritable. Le point (i) concernant la variation de la taille des femelles pour une classe d'âge donnée a été abordé par Dabin *et al.* (2004). Récemment, Beauplet & Guinet (sous presse) ont mis en évidence que sur l'île d'Amsterdam, seules les femelles les plus grandes pour un âge donné arrivent à élever un petit avec une bonne probabilité de recrutement dans la population après le sevrage, *i.e.* les femelles les plus grandes ont une aptitude supérieure. Ce sont ainsi un tiers des femelles qui produisent les deux tiers des petits recrutés à la génération suivante (Beauplet & Guinet, sous presse). Les points (i) et (ii) ayant donc été déjà fait l'objet d'études, la présente étude se focalisera sur le point (iii), à savoir l'estimation de paramètres de génétique quantitative, notamment l'**héritabilité**, de la taille corporelle. De plus, une analyse de sélection (Lande et Arnold 1983, Brodie III *et al.* 1995) sera également faîte afin de prédire la réponse évolutive de la population d'étude face à son environnement.

MATÉRIELS & MÉTHODES

Site de l'étude & espèce étudiée

L'Otarie à fourrure subtropicale est un mammifère marin longévif et philopatrique qui doit revenir sur terre à deux occasions : la mue et la reproduction. Cette dernière a lieu de fin novembre jusqu'au début janvier (Georges & Guinet 2000), période durant laquelle les femelles rentrent mettre bas à un unique petit et peuvent être à nouveau fécondées par des mâles qui défendent un harem de 5 à 10 femelles (Authier, obs. pers.). Les femelles adultes assument seules l'élevage de leur petit pendant 10 mois (Georges *et al.* 1999). Tout au long de cette période de soins, les femelles reproductrices alternent entre voyages d'approvisionnement et court séjour à terre où elles allaitent (Beauplet *et al.* 2004). Au sevrage en octobre, les jeunes otaries doivent s'émanciper et quittent l'île pour n'y revenir, pour celles qui survivent, qu'entre l'âge de 3 et 6 ans (Beauplet *et al.* 2005).

Sur l'île d'Amsterdam, la colonie d'otaries se reproduisant au site de la "Mare aux Éléphants", située au Nord-Est de l'île (*cf.* Carte 2), est l'une des plus grandes de l'île (Guinet *et al.* 1994) pour laquelle un suivi démographique a été initié en 1994 (Beauplet *et al.* 2005). Plus de 60% des femelles reproductrices sur cette colonie sont baguées (Beauplet & Guinet sous presse) et leur probabilité de capture annuelle est supérieure à 0.90, voire égale à 1 en cas d'événement de reproduction (Beauplet *et al.* 2006). Les petits de femelles marquées sont marqués provisoirement, sexés, pesés et mesurés à la naissance, avant d'être définitivement marqués à l'aide de bagues plastiques (Dalton Rototags, Dalton Supply, Nettlebed, Grande Bretagne) dans le tissu conjonctif du bord arrière des deux palmes avant entre l'âge de 1 mois et 2 mois (*i.e.* lorsque la palmure est suffisament robuste).

Tout au long de la période d'élévage, les petits sont pesés deux fois par mois et mesurés une fois par mois. Femelles et subadultes peuvent être capturés lorsque leurs bagues menacent de tomber afin de procéder à un rebaguage. Par ailleurs, les études menées sur l'écologie en mer des femelles reproductrices (Beauplet *et al.* 2004) ont nécessité la capture de nombreux individus pour les équiper d'enregistreurs de plongée. Enfin, au début de l'étude démographique en 1994, de nombreuses femelles ont été marquées adulte puis leur âge a été estimé à l'aide d'un prélèvement dentaire (Dabin *et al.* 2004). Chaque manipulation d'individus adultes ou subadultes s'accompagne d'une mesure du poids et de la taille corporelle. Cette dernière est mesurée, chez les juvéniles (moins d'un an) comme chez les adultes (dans cette étude, un individu d'au moins 3 ans sera arbitrairement considéré comme 'adulte'), du bout de la truffe jusqu'au bout de la queue à l'aide d'une planche de contention graduée. Les individus de la population d'étude sont régulièrement mesurés et ces mesures répétées permettent d'évaluer les trajectoires de croissance corporelle individuelle.

Génétique Quantitative : un peu de théorie, d'algèbre et de problèmes d'estimation

La génétique quantitative offre un cadre théorique approprié pour aborder des questions d'évolution en se focalisant sur l'étude de traits phénotypiques mesurés de manière routinière par les écologistes et combine connaissances sur la sélection naturelle avec celles sur l'hérédité (Lynch & Walsh 1998).

- Hérédité & Héritabilité

Le concept d'**hérédité** en biologie, banalisé et perçu comme évident aujourd'hui, n'a pourtant pas 200 ans (Cobb 2006). Deux approches complémentaires dominent actuellement l'étude de l'hérédité : via la génétique des populations et via la biologie moléculaire (Downes 2004). Cette dernière a permis d'établir que ce sont des fragments d'ADN (entre autre) qui sont transmis d'une génération à l'autre alors que le pivot de la première approche est l'**héritabilité** (Downes 2004). L'héritabilité d'un trait (dénotée h^2) est une statistique mesurant le degré de ressemblance entre individus apparentés et vise à analyser les causes sous-jacentes, génétiques et environnementales, de cette ressemblance (Jaccard 1983). Néanmoins, l'héritabilité *n'est pas* une mesure du déterminisme génétique d'un trait mais une mesure de la ressemblance entre parents et progéniture, que cette ressemblance soit due à des causes génétiques ou pas (Lewontin 1974, Jaccard 1983, Pigliucci & Kaplan 2006). Les études d'héritabilité peuvent demander une grande prudence d'interprétation car ce ne sont pas des analyses de causes mais des analyses de variance (Lewontin 1974).

De nombreux traits phénotypiques sont codés par une multitude de loci (encore) inconnus. La génétique quantitative contourne ce problème en comparant les phénotypes d'individus dont les relations de parentés sont connues (au moyen d'un pédigree) et, dans le cas d'un trait présentant une variation continue (*i.e.* un trait quantitatif), en supposant l'existence d'un grand nombre de gènes (infini) répartis dans le génome codant pour le trait d'intérêt (Lynch & Walsh 1998). L'héritabilité du trait quantitatif étudié dépend des gènes que partagent des individus apparentés et des conditions environnementales dans lesquelles ces derniers vivent et se développent (Lynch & Walsh 1998).

Le calcul de l'héritabilité d'un trait demande donc de partitionner la variance (dénotée σ^2) phénotypique, une mesure de la variabilité de la distribution des valeurs d'un trait dans une population donnée, en une composante génétique et environnementale :

Variance **p**hénotypique $= \sigma_{\mathbf{p}}^2 =$ Variance **g**énétique + Variance **e**nvironnementale $= \sigma_{\mathbf{g}}^2 + \sigma_{\mathbf{e}}^2$.

Variances génétique et environnementale peuvent elles-même être subdivisées plus finement. La variance génétique englobe l'effet additif (a) des gènes sous-jacents au trait d'intérêt, mais aussi d'éventuels effets non-additifs (*e.g.* dûs à des phénomènes **épistatiques** (épi) ou de **dominance** (d)):

$$\sigma g^2 = \sigma a^2 + \sigma épi^2 + \sigma d^2.$$

L'héritabilité au sens large (dénotée H^2) d'un trait est alors définie comme le rapport de la variance génétique globale sur la variance phénotypique :

$H^2 = \sigma g^2/\sigma p^2$.

Néanmoins, chez les organismes à reproduction sexuée et en l'absence de **déséquilibre gamétique**, la **méiose** entraîne un tirage aléatoire des gènes lors de la formation des gamètes, brisant d'éventuelles associations de gènes. Seule la fraction additive des effets génétiques est alors transmise à la génération suivante (Falconer & Mackay 1996), ce que capture l'héritabilité au sens restreint :

$h^2 = \sigma a^2/ \sigma p^2$ (1)

L'héritabilité est un paramètre fondamental en génétique quantitative car il permet de prédire sur une génération la réponse évolutive (R) d'un trait phénotypique z soumis à une pression de sélection S via "l'équation de l'Éleveur" (Falconer & Mackay 1996) :

$Rz = \Delta z = h^2 * S$ (2)

Il est à noter que (2) se généralise facilement à l'étude de plusieurs traits corrélés :

$Rz = \Delta z = G * \beta$ où G est la matrice des variances-covariances génétiques et β le **gradient de sélection** (Lynch et Walsh 1998).

- Estimation de l'héritabilité : le "modèle animal"

Grandement utilisée en pratique agricole et zootechnique où l'homme est l'agent de la sélection, l'équation de l'Éleveur peut aussi s'appliquer aux populations naturelles (Merilä *et al.* 2001). Toutefois, dans un grand nombre d'études où une réponse évolutive avait été prédite, celle-ci n'a pas été observée (Merilä *et al.* 2001), amenant certains auteurs à parler d'un paradoxe de la Stase Evolutive (Hansen & Houle 2004). Ce paradoxe pose donc la question de savoir si l'estimation des paramètres de génétique quantitative n'est pas biaisée (Kruuk 2004). Sous l'hypothèse d'hérédité mendelienne stricte, parents et progéniture partagent en moyenne la moitié de leurs gènes, et donc l'estimateur "Moindre Carrés" de la covariance (*i.e.* la pente de la régression) entre les phénotypes parentaux et ceux de leurs descendants est égal à $\sigma a^2/2$ (Shaw 1987, Falconer & Mackay 1996). Les propriétés des estimateurs par la méthodes des "Moindres Carrées" (LS ou "Least Squares") sont très bien connues et donnent des résultats robustes dans de nombreuses études expérimentales (notamment sur les organismes modèles *Drosophila spp.*). En effet, estimer exactement l'héritabilité d'un trait demande de tenir compte de tous les facteurs pouvant affecter la variance phénotypique de celui-ci, notamment les **effets génétiques indirects** (Wolf *et al.* 1998).

Les effets génétiques indirects correspondent à une influence environnementale sur le phénotype d'un individu due aux gènes d'un autre individu (Wolf *et al.* 1998). Parmi les effets génétiques indirects, les effets maternels ont rapidement été reconnus et documentés chez de nombreuses espèces (Bernado 1996). Chez les espèces prodiguant des soins parentaux à leur progéniture, ces soins induisent une ressemblance au sein d'une même fratrie car ceux-ci partagent simplement le même environnement. Ignorer les effets maternels quand ceux-ci existent entraîne une surestimation de la variance génétique additive et donc de l'héritabilité. En tenir compte par une méthode d'estimation par LS exigent des données équilibrées (*i.e.* le jeu de données est consistué d'un même nombre d'observations pour chaque niveau de chaque facteur considéré), ce qui peut être obtenu dans le cas de plans expérimentaux ingénieux et complexes (*e.g.* McAdam *et al.* 2002), par exemple sur des organismes modèles en captivité, mais qui relève de l'utopie dans le cas de populations naturelles où les données récoltées sont observationnelles, limitant alors l'utilisation d'estimateurs LS.

Une alternative à l'estimation par “moindre carrés” fait appel au Maximum de Vraisemblance (ML ou “Maximum Likelihood”). Définie par Fisher, la Vraisemblance est une mesure de l'incertitude omniprésente en sciences due aux limites inévitables des données (Pawitan 2001). Cette incertitude est d'autant plus grande dans le cas de données observationnelles, telles que celles récoltées sur des populations naturelles. La Vraisemblance n'est pas une loi de probabilité, mais une fonction (dépendante d'un modèle mathématique sous-jacent) qui fournit un degré de confiance pour différentes valeurs d'un paramètre d'intérêt, pour un jeu de données (Pawitan 2001). Dans le cas de l'héritabilité, le modèle sous-jacent utilisé par la fonction de Vraisemblance est celui du partitionnement de la variance phénotypique en autant de termes que jugés appropriés. Les estimateurs ML ont l'avantage de ne pas exiger de données équilibrées et d'utiliser toute l'information disponible dans un pédigree multi-générationnel (à l'opposé des modèles parents-enfants par “moindre carrés” par exemple, Shaw 1987, Kruuk 2004). Enfin, les estimateurs ML sont plus précis que ceux calculés par simple régression (Kruuk 2004). Toutefois le désavantage de ces méthodes utilisant le “Maximum de Vraisemblance” est la lourdeur des calculs, une contrainte désormais relative grâce aux progrès de l'informatique.

Le modèle sous-jacent pour estimer l'héritabilité d'un trait phénotypique par “Maximum de Vraisemblance” est celui du partitionnement de la variance. Il porte le nom de “**modèle animal**“ et est un type de **modèle linéaire mixte généralisé** dont la spécificité est d'incorporer une matrice de relations entre individus (dénotée matrice A) pour estimer les composantes de la variance (Kruuk, 2004). Les modèles linéaires sont fréquemment et extensivement utilisés en biologie pour exprimer une variable d'intérêt comme égale à une combinaison linéaire de facteurs (aussi appelés variables

explicatives). Ceux-ci peuvent être traités soit comme facteurs fixes, soit comme facteurs aléatoires (Pineiro & Bates 2000). Les facteurs fixes sont des facteurs associés à l'ensemble de la population, *i.e.* ils vont influencer la moyenne de la variable dépendante du modèle (Pineiro & Bates 2000). Une variable explicative peut être considérée comme fixe s'il existe un nombre fini de niveaux possibles pour cette variable et que ces niveaux seraient les mêmes (*i.e.* pas de nouveau niveau non encore observé) dans l'hypothèse où l'expérience serait répétée (Schwarz 2007). Un modèle linéaire qui n'inclut que des effets fixes suppose que chaque observation est indépendante des autres ; l'inclusion d'effets aléatoires assouplit cette contrainte en tenant compte d'éventuelle(s) covariance(s) entre les observations (par exemple entre individus apparentés), ce qui permet de structurer la variance des données. Des effets aléatoires sont donc des effets qui vont affecter la variance de la variable dépendante. Peuvent être considérés comme aléatoires des variables explicatives dont les niveaux ne représentent qu'un échantillon d'un ensemble de niveaux possibles, *i.e.* dans l'hypothèse où l'expérience serait répétée, les niveaux de ces variables ne seraient pas nécessairement les mêmes (*e.g.* le choix des individus qui sont marqués au début d'une étude démographique) (Schwarz 2007). Un modèle mixte inclut à la fois des effets fixes et des effets aléatoires, et en notation algébrique :

$$y = X*\beta + Z*u + \varepsilon \qquad (3)$$

où y = vecteur des observations (variable dépendante),

β = vecteur des effets fixes (différent du β de "l'équation de l'Éleveur" multivariée),

u = vecteur des effets aléatoires (*e.g.* un effet génétique additif),

ε = vecteur des erreurs résiduelles, et

X & Z sont des matrices d'incidence (dont les éléments sont des 0 et des 1) reliant une observation y aux différents facteurs inclus dans le modèle (Lynch & Walsh 1998).

Si dans la "modèle animal" exprimé en (3), u = add = vecteur des effets additifs génétiques, alors les hypothèses du modèle sont (Lynch & Walsh 1998) :

1. Il n'existe pas d'effets génétiques non-additifs ;
2. $y \sim MVN (X*\beta , \Sigma)$ *i.e.* y suit une distribution **m**ulti**v**ariée **n**ormale d'espérance $E(y) = X*\beta$ et de variance $Var(y) = \Sigma$;
3. $u \sim MVN (0, G)$ et $e \sim MVN (0, R)$ avec $E(u) = E(\varepsilon)=0$, $G = Var(u) = A*\sigma_a^2$ et $R = Var (\varepsilon) = I* \sigma\varepsilon^2$; I étant la matrice Identité et A la matrice de relation entre individus. $Var(y) = \Sigma = Z*G*t(Z) + R$; t( ) dénotant l'opérateur "transposé de" ;
4. $Cov(u,\varepsilon) = 0$, *i.e.* les effets aléatoires sont indépendants.

Il est à noter que la matrice G ici estimée est la même que celle intervenant la formulation multivariée de "l'équation de l'Éleveur".

Calculer les composantes de la variance phénotypique $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$ dans le cas de (3) nécessite de construire A, la matrice des relations de parenté entre individus à partir d'un pédigree. Les éléments de A sont proportionnels à la probabilité que les deux copies d'un gène qu'un individu hérite de ses parents soient issues d'un ancêtre commun (Kruuk 2004). Le calcul des éléments de A se fait par récurrence en définissant une population de base supposée non consanguine et qui correspond aux individus les plus vieux pour lesquels des données sont disponibles (Lynch & Walsh 1998). Dans le cas où l'identité d'un des parents manque (*e.g.* les mâles), des hypothèses supplémentaires sont faites (*e.g.* les pères inconnus ne sont consanguins avec aucun des individus de la population de base définie précédemment).

En pratique effets fixes et aléatoires sont inconnus et estimés conjointement à partir d'un jeu de données. Toutefois, les paramètres d'intérêt du "modèle animal" sont les effets aléatoires et les estimateurs ML sont biaisés car ils ne tiennent pas compte des degrés de liberté perdus lors du calcul des effets fixes (Shaw 1987). Ce biais disparaît en modifiant la fonction de Vraisemblance par une transformation de la variable y de sorte que celle-ci ait une espérance nulle (Kruuk 2004). Il est alors question d'estimation par "Maximum de Vraisemblance Marginale" (REML ou "REstricted Maximum Likelihood"), celle-ci partageant tous les avantages de l'estimation par ML évoquée plus haut (Shaw 1987). Actuellement, l'estimation des composantes de la variance à l'aide d'un "modèle animal" se fait de manière routinière par REML (Kruuk 2004).

Génétique Quantitative : données disponibles & sélection de modèle

- Pedigree

Un pédigree de 1168 otaries, mâles et femelles suivis entre 1994 et 2006, d'âge connu et incluant 274 lignées maternelles connues a pu être reconstruit pour la population de la "Mare aux Éléphants". Il correspond à une génération complète : les premières femelles baguées de l'étude sont désormais en fin de vie reproductive et leurs filles commencent la leur (*cf.* Figure 1). Dans cette population, aucune paternité n'est connue car le suivi des mâles est beaucoup plus délicat et ardu que celui des femelles. Au delà d'un certain âge, il n'est plus possible de manipuler les mâles sans les tranquiliser au préalable alors que les femelles restent manipulables sans anesthésie tout au long de leur vie. De ce fait, il n'existe que très peu de données sur les mâles dans cette population, où les études précédentes se sont concentrées sur les femelles et leurs petits (*cf.* Beauplet *et al.* 2004, 2005 & 2006). Mâles et femelles ont ici été regroupés dans l'analyse sous l'hypothèse d'une variance génétique et phénotypique égale entre les deux sexes : celle-ci est raisonnable au vu de nombreuses études ne documentant pas de variance génétique biaisée en faveur d'un sexe ou de l'autre pour des traits phénotypiques liés à la taille corporelle (Badayev 2002).

- Formulation des modèles

L'étude démographique sur l'île d'Amsterdam a débuté avec le marquage de femelles déjà adultes et le suivi de tous leur évènements de reproduction. Cela signifie que le suivi complet de leur trajectoire de croissance n'est pas disponible. Néanmoins il est possible de palier ce manque dans une certaine mesure en utilisant les données sur les petits de ces femelles à l'aide d'un modèle multi-trait, *i.e.* un modèle comportant plusieures variables dépendantes simultanément. Le "modèle animal" retenu comporte donc trois traits phénotypiques corrélés : la taille à la naissance, la taille au sevrage (*i.e.* lorsque les petits quittent l'île) et la taille adulte (*i.e.* au retour des individus). Prendre en compte les informations disponibles sur les tailles à la naissance et au sevrage des petits permet d'augmenter la précision des paramètres estimés pour la taille adulte. En outre, taille à la naissance et taille au sevrage ont une interprétation biologique relativement évidente vis-à-vis de l'investissement maternel avant et pendant l'élevage du petit.

1365 observations d'individus issu du pédigree précedemment établi sont disponibles sur la taille corporelle des otaries sur l'île d'Amsterdam (Tableau 1).

Trait	**Effectif**		
	Mâles	Femelles	Total
Taille à la Naissance	303	337	641 (1 inconnu)
Taille au Sevrage	136	182	318
Taille Adulte	34	372	406

Tableau 1 : Données disponibles sur la taille corporelle des Otaries à fourrure subantarctique sur l'île d'Amsterdam.

Mis à part la taille à la naissance, les données ne sont pas normales (test de Shapiro-Wilk, données non présentées). Toutefois la violation de l'hypothèse de normalité est supposée sans grande conséquence sur l'*estimation* des paramètres par REML (Shaw 1987).

- Effets fixes

Un modèle multi-trait offre l'avantage d'accommoder différents effets (facteurs) en fonction de chaque trait analysé. Ont ainsi été considérés les effets fixes suivants (Tableau 2) :

Trait	**Age**	**Sexe**	**Age x Sexe**	**Année de l'observation**	**Age de la mère**
Taille à la Naissance	V	V		V	V
Taille au Sevrage	V	V		V	V
Taille Adulte			V	V	

Tableau 2 : Effets fixes considérés dans tous les modèles multi-traits

La taille des otaries dépend de leur âge et de leur sexe. Inclure une interaction Age x Sexe

pour les tailles à la naissance et au sevrage aurait été redondant avec un effet âge + sexe. En revanche, il n'y a pas d'observations de mâles adultes de plus de 10 ans (*cf.* Figure 3) et une interaction entre l'âge des individus et leur sexe a donc directement été considérée. Par ailleurs, la croissance continue des otaries entraîne que les femelles plus âgées sont également plus grandes et peuvent donc mettre au monde des petits plus grands de par leur seule morphologie. Un effet de l'âge de la mère a donc été considéré pour la taille à la naissance et pour la taille au sevrage au cas où il existerait un effet de l'expérience ou à la sénescence des femelles reproductrices. Enfin un effet de l'année d'observation (correspondant au cycle annuel de reproduction chez cette espèce) a été inclus dans le modèle afin de tenir compte d'éventuelles influences environnementales.

- Effets aléatoires

La variance phénotypique peut être influencée par de nombreux facteurs autres que des effets génétiques additifs (modélisés à l'aide de l'identité des individus de la population et de la matrice A). Les effets maternels en sont un type, mais ce n'est pas le seul. Un suivi longitudinal des individus implique de nombreux événements de capture et donc plusieurs mesures par individu sont disponibles. Le “modèle animal” permet d'utiliser toutes ces mesures plutôt que leur moyenne et ainsi d'estimer un effet permanent de l'environnement commun à toutes ces mesures en considérant l'identité des individus comme un effet aléatoire (sans tenir compte de la matrice A). Un exemple d'effet permanent de l'environnement est l'utilisation du même nid (ou nichoir) par un couple d'oiseaux (*e.g.* Charmantier *et al.* 2006b). Dans le cas présent, les données répétées sur la taille adulte, les otaries adultes étant capturées plusieurs fois au cours de leur vie, permettent l'estimation d'un effet permanent de l'environnement sur ce trait.

De la même manière que la variance phénotypique se divise en composantes génétique et une environnemental, les effets maternels peuvent se décomposer en une fraction génétique (estimée en considérant l'identité de la mère des individus et la matrice A) qui peut correspondre au matériel transmis à la descendance via le cytoplasme de l'oocyte (*e.g.* de l'ADN mitochondrial), et une autre environnementale (estimée en considérant uniquement l'identité de la mère des individus). Cette dernière s'interprète alors comme la performance d'un femelle donnée pendant la période de soins des jeunes. Compte tenu de l'absence de lien paternel dans le pedigree de la population d'Amsterdam et du manque de profondeur du pedigree (une seule génération disponible), les effets maternels génétiques ne peuvent pas être estimés avec les données disponibles sur cette population (Réale *et al.* 1999, Kruuk 2004, David comm. pers.).

De nombreux programmes permettant d'estimer les composantes de la variance (Kruuk 2004) existent. Cela dit, le choix des méthodes d'estimation des modèles mixtes est à l'heure actuelle

toujours un sujet de recherche par les statisticiens (West *et al.* 2007). Notamment, dans le paradigme fréquentiste, tous les algorithmes ne sont pas forcément aussi performants face à un jeu de données particulier, et on se heurte très fréquemment à des problèmes de convergence et de forte sensibilité aux valeurs initiales (West *et al.* 2007). Ces deux problèmes sont spécifiques à chaque jeu de données. La capacité de convergence des algorithmes utilisés par les programmes reste un critère important pour choisir le programme. Le programme retenu dans cette étude pour sa transparence (en dépit de l'aridité de son manuel d'utilisation) est en fait une famille de programmes intitulée "BLUPF90" et qui utilise différents algorithmes (Misztal *et al.* 2002). Initialement, Remlf90 a été utilisé : ce programme utilise l'algorithme EM ("Expectation Maximization") mais ne permet pas de calculer des erreurs standards associées aux paramètres estimés. Un second programme, AIRemlf90, utilisant lui l'algorithme AI ("Average Information") lui a été préféré car il permet le calcul d'erreurs standards. Cependant certains des modèles initialement envisagés et convergeant avec l'algorithme EM ne convergent pas avec l'algorithme AI. Du fait de ces limitations techniques, seuls les modèles ayant convergé avec AIRemlf90 sont ici présentés.

Quatre modèles avec différents effets aléatoires ont pu être considérés (Tableau 3) :

Modèle	**Génétique Additif**	**Environnement Permanent**	**Environnement Maternel**
Animal 1	V		
Animal 2	V	V	
Animal 3	V		V
Animal 4	V	V	V

Tableau 3 : Effets aléatoires inclus dans les différents "modèles animaux" utilisés dans cette étude.

En notation algébrique, le modèle "Animal 4" est : $y = X*\beta + Z1*add + Z2*me + Z3*pe + \varepsilon$

où β = vecteur des effets fixes, add = vecteur des effets génétiques additifs, me = vecteur des effets liés à l'environnement maternel, pe = vecteur des effets permanents de l'environnement, ε = vecteur des erreurs résiduelles ; et X, Z1, Z2 et Z3 sont des matrices d'incidence.

Plus un modèle est complexe et plus les valeurs initiales du modèle sont importantes pour en favoriser la convergence. Cette étude utilise plusieurs jeu de valeurs initiales : aucune information (1 pour les variances et 0.1 pour les covariances), les sorties de modèles moins complexes (*e.g.* les paramètres de sortie d' "Animal 1" comme valeurs initiales d' "Animal 2"), les estimations avec l'algorithme EM et les sorties de modèles ne considérant plus qu'un seul trait (*cf.* Waldmann & Ericsson 2006). Cette procédure est nécessaire car la visualisation du profil de la Vraisemblance n'est pas possible avec les logiciels utilisés (BLUPF90 comme ASReml 2.0), et il faut s'assurer qu'un maximum global ait bien été atteint. Le modèle sélectionné au final est celui dont les valeurs initiales aboutissent à la Vraisemblance marginale maximale.

- Sélection de modèles

De nombreuses études avec un “modèle animal” s'appuient sur des tests d'hypothèses afin de sélectionner un modèle. Le test utilisé vise à valider l'inclusion d'un paramètre et compare un modèle incluant ce paramètre à un modèle identique mais dont le paramètre est absent. Cette procédure impose qu' un modèle soit un cas particulier de l'autre pour pouvoir réaliser un test portant sur le paramètre qui les différencie. Cela augmente le nombre de comparaisons et le risque d'erreur de Type I pour sélectionner un “meilleur modèle” supposé unique (Johnson & Omland 2004). Avec cette procédure, les modèles 2 et 3 définis ci-dessus ne sont pas comparables.

Des voix de plus en plus nombreuses s'élèvent contre ces “Tests d'Hypothèses Nulles” qui souffrent d'inconvénients pratiques et philosophiques (Nelder 1999, Anderson *et al.* 2000, Fidler *et al.* 2004, Stephens *et al.* 2006, Whittingham *et al.* 2006). Une alternative aux tests d'hypothèses pour la sélection de modèles fait appel à la Théorie de l'Information (Burnham & Anderson 2001). Cette approche permet de comparer un lot de modèles *définis au préalable* et reflétant chacun une hypothèse biologique *explicite*, ne suppose pas qu'il existe un modèle unique expliquant de manière optimale un jeu de donnée, et authorise de tenir compte de l'incertitude liée à la sélection du modèle *per se* (Johnson & Omland 2004, Stephens *et al.* 2006). Par exemple, la sélection de modèle est réalisée via le Critère d'Information d'Akaike ou AIC (“Akaike Information Criterion”) qui mesure l'ajustement d'un modèle par rapport au jeu de données, tout en tenant compte du paramétrage du modèle, en pénalisant les modèles avec beaucoup de paramètres (Burnham & Anderson 2001) :

$$AIC = -2*\log L + 2 * K$$

où logL = logarithme de la Vraisemblance du modèle et K = nombre de paramètres inclus dans le modèle. Il est possible de modifier l'AIC dans le cas de jeu de données avec peu d'observations (AIC réduite ou AICc) (Burnham & Anderson 2001). Enfin un poids d'AIC (AICw), dépendant des modèles en compétition et du jeu de données, peut-être calculé : ce poids s'interprète comme la probabilité qu'un modèle explique mieux ces données que les autres modèles en compétition (Burnham & Anderson 2001).

L'AIC peut être utilisé dans le cas de modèles mixtes pour sélectionner la structure des effets aléatoires, mais pas la structure des effets fixes. Pour le “modèle animal” utilisant une estimation par REML, la comparaison des modèles doit se faire à structure d'effets fixes identique (Foulley 2003). A moins de recourir exclusivement à des tests d'hypothèses (une option fortement critiquée par une partie de la communauté des statisticiens, Burnham & Anderson 1998), il n'existe pas de moyen d'utiliser une approche homogène pour toute la procédure de sélection de modèles. En particulier, pour la sélection de la structure des effets fixes, l'approche par REML ne permet pas d'utiliser directement le même critère d'information sur la base de la Vraisemblance marginale.

L'importance des effets fixes inclus dans le modèle sélectionné est alors testée au moyen d'une statistique-F de Wald ajustée à l'aide du programme ASReml 2.0 (Gilmour *et al.* 2006). Enfin la méthode pour tenir compte de l'incertitude liée à la sélection de modèles est définie pour les problèmes d'estimation par ML ("model averaging", Burnham & Anderson 2001) mais pas (encore?) pour ceux par REML. La sélection de modèles est un champ de cherche actif actuellement en statistiques (Anderson & Burnham 1998). Le calcul des paramètres de génétique quantitative de la taille corporelle des otaries de l'île d'Amsterdam utilise uniquement les résultats du "modèle animal" dont le poids d'AIC est le plus important, ce qui revient à ignorer l'incertitude liée à la sélection du modèle.

Génétique Quantitative : paramètres calculés après sélection du "modèle animal"

L'héritabilité de la taille corporelle des otaries à fourrure subantarctique à trois stades de leur vie est estimée grâce à (1). Le modèle multi-trait envisagé dans cette étude permet d'assouplir l'hypothèse d'une héritabilité constante durant le développement des individus, une hypothèse fortement remise en question (Wilson & Réale 2006). Afin de comparer les résultats obtenus, une mini-revue des études récentes (postérieures à 2000) de populations naturelles, ou semi-naturelles, non-manipulées de vertébrés utilisant un "modèle animal" similaire à celui de cette étude (*i.e.* en excluant les "modèles à coefficient aléatoires") a été réalisée. 17 études concernant 9 espèces (mammifères = 4 et oiseaux = 5) ont pu être identifiées (*cf.* Annexe 1). Plusieurs études utilisant la même population, les résultats des différentes études ne sont donc pas indépendants.

Traditionnellement utilisée comme une mesure de la capacité à répondre à la sélection, l'héritabilité présente l'inconvénient d'être standardisée par la variance phénotypique, elle-même dépendante du numérateur dans (1) (la variance génétique additive est une composante de la variance phénotypique totale). Standardiser la variance génétique additive par la moyenne du trait permet d'éviter cet inconvénient (Hereford *et al.* 2004). Le coefficient de variation de la variance additive génétique est égal à :

$$CV_A = 100 * \sigma_a / E(z), \text{ où } E(z) = \text{moyenne du trait } z \qquad (4)$$

La moyenne du trait z utilisée ici est l'estimation de la taille moyenne d'un individu en fonction de son âge et de son sexe (*i.e.* les estimations des effets fixes du "modèle animal" sélectionné).

Analyse de Sélection

- Mesurer la sélection : l'École de Chicago

Lande & Arnold (1983) ont défini une approche pour estimer quantitativement l'effet de la sélection sur un ou plusieurs traits phénotypiques. Cette approche modélise l'aptitude des individus en fonction de la valeur de leurs traits phénotypiques. La forme de la fonction de fitness permet d'inférer le type de sélection agissant sur le ou les traits étudiés (*cf.* Figure 4). Afin d'estimer correctement le différentiel de sélection S agissant sur un trait phénotypique (ou le gradient de sélection β dans les cas de plusieurs traits corrélés) et de ne pas fausser le calcul de la réponse évolutive, le choix de la mesure de l'aptitude est crucial. Une mesure particulièrement appropriée est le succès reproducteur à vie (LRS ou "Lifetime Reproductive success") (Hunt *et al.* 2004).

En s'appuyant sur les études précédentes menées sur cette population, Beauplet & Guinet (sous presse) ont proposé une méthode permettant de calculer le LRS des otaries femelles. Cette mesure s'appuie sur l'observation que la grande majorité (>96%) des femelles se reproduisent entre l'âge de 7 et 16 ans (Dabin *et al.* 2004). Sachant que celles-ci mettent bas un unique petit par an, 10 représente alors un succès reproducteur maximum théorique. Ce calcul du LRS indivuduel nécessite pour une femelle donnée de connaître sa fréquence individuelle f de reproduction et sa proportion p de jeunes émancipés ayant une forte probabilité de recrutement dans la population d'étude. Cette proportion est estimée à partir du taux de croissance du petit pendant la période de soins maternels (*cf.* Annexe 2 pour l'ensemble des détails sur le calcul).

$$LRS = 10 * f * p \qquad (5)$$

La mesure utilisée ici reprend le jeu de données 1994-2004, augmenté du suivi de l'année 2005.

- Covariance environnementale et mérite génétique : retour sur le "modèle animal"

La méthodologie présentée ci-dessus modélise à l'aide des modèles linéaires (avec uniquement des effets fixes et en supposant les erreurs normalement distribuées), l'aptitude en fonction d'un ou plusieurs traits phénotypiques. Une hypothèse fondamentale de cette analyse est l'existence d'un lien causal entre aptitude et trait(s) phénotypique(s) (Kruuk *et al.* 2003). Néanmoins, dans l'hypothèse de l'existence d'une variable environnementale affectant de manière indépendante à la fois l'aptitude et les phénotypes (*cf.* Figure 5), l'approche de Lande & Arnold (1983) estime un differentiel de sélection alors qu'aucun mécanisme causal n'est à l'oeuvre (Merilä *et al.* 2001, Kruuk *et al.* 2003). Cette **covariance environnementale** pourrait dans certains cas expliquer l'absence de réponse évolutive prédite par (2), mais cette explication reste d'une utilité pratique toute relative car elle postule l'existence de variables *qui n'ont pas été mesurées* (Merilä *et al.* 2001). Un problème

supplémentaire émerge si certains traits phénotypiques sont plastiques et varient en l'absence de changements génétiques (Pigliucci 2005).

Le "modèle animal" permet de s'affranchir de ces problèmes de covariance environnemmentale en se focalisant sur le **mérite génétique** des individus plutôt que sur leur phénotype (Kruuk, 2004). Le mérite génétique individuel (vis-à-vis du trait phénotypique étudié) représente la somme des effets additifs des gènes que possède un individu (Lynch & Walsh, 1998). L'utilisation du mérite génétique pour modéliser la fonction d'aptitude permet donc de détecter des changements génétiques induits par la sélection et donc de déterminer s'il y a microévolution (Kruuk, 2004). Le calcul d'un mérite génétique individuel demande d'avoir au préalable estimé σ_a^2 (ou G) . Le programme ASReml 2.0 (Gilmour *et al.* 2006) a ici été utilisé car, à la différence de AIRemlf90, il fournit une erreur standard associée à l'estimation du mérite génétique individuel. Toutefois, l'estimation du mérite génétique ignore l'erreur associée à l'estimation de σ_a^2 (Lynch & Walsh 1998).

- Modélisation de la fonction d'aptitude

Un mérite génétique (m) est estimé pour chacune des 1168 otaries du pédigree. L'exactitude du mérite génétique est définie par (Charmantier *et al.* 2006b) :

$$r_{A\hat{A}} = \sqrt{(\mathrm{Var}(m) / \sigma_a^2)} \quad (6)$$

Une indication du nombre moyen d'observations par individu ainsi que du nombre moyen de liens dans le pédigree avec les autres individus mesurés est fourni par le nombre efficace d'observations (Charmantier *et al.* 2006b) :

$$n_e = (1-h^2) / h^2 * r_{A\hat{A}} / (1-r_{A\hat{A}}) \quad (7)$$

A partir des données disponibles, le LRS de 129 femelles adultes est calculé selon (5). Seules 58 femelles ont un LRS non nul et la fonction d'aptitude est modélisée sous le logiciel R avec ce petit jeu de données. L'AICc (corrigée pour les petits échantillons) est utilisé pour sélectionner un modèle GLM parmi trois (Tableau 4) :

Modèle	**Formulation**	**Hypothèse biologique**
S0	w = cste	Pas de sélection (tous les phénotypes ont une aptitude égale)
S1	w = cste + S * m	Sélection directionnelle (agit sur la moyenne du trait)
S2	w = cste + S * m + $\gamma/2 * m^2$	Sélection non-linéaire (agit sur la variance du trait)

Tableau 4 : Modèlisation de la fonction d'aptitude des otaries femelles adultes

L'analyse de sélection se focalise sur la taille corporelle adulte : la taille au stade juvénile (naissance et sevrage) peut-être considérée comme une extension du phénotype maternel, car les jeunes sont complètement dépendants de leur mère pendant les 10 mois d'élevage. Le fait que tous les petits, mâles et femelles, aient un taux de survie similaire pendant l'élevage (Chambellant *et al.*

2003) alors que les premiers sont plus grands que les secondes, corrobore l'idée que les processus sélectifs pendant cette période sont aveugles vis-à-vis de la taille des jeunes otaries.

Calcul de la réponse à la sélection R

Faute de données suffisantes sur les mâles dans la population d'étude, S ne peut-être estimé que pour les otaries femelles adultes, et (2) devient (Falconer & Mackay 1996) :

$$R_z = ½ * h^2 * S \quad (8)$$

où h^2 et S sont estimés en fonction du "modèle animal" et du modèle de la fonction d'aptitude des otaries femelles sélectionnés, respectivement. Dans (2) et (8), l'unité de R est celle de la mesure du trait phénotypique par génération. Toutefois, pour pouvoir comparer la réponse évolutive avec d'autres études, celle-ci peut-être standardisée par la déviation standard σ_p (Hendry & Kinnison 1999) :

$$R_\sigma = ½ * h^2 * S_\sigma = ½ * h^2 * S * \sigma_p \quad (9)$$

R_σ est en haldane, *i.e.* en nombre de déviations phénotypiques standards par génération.

RÉSULTATS

Génétique Quantitative

- Sélection du modèle

Le modèle "Animal 4", le plus complexe, est le modèle expliquant le mieux les données selon l'AIC (Tableau 5).

Modèle	K	-2*logL	AIC	AICw
Animal 1	13	10264.80	10290.80	0.00%
Animal 2	14	10253.44	10281.44	0.12%
Animal 3	22	10225.82	10269.82	39.44%
Animal 4	23	10222.96	10268.96	60.44%

Tableau 5 : Sélection du "modèle animal".

Le tableau 6 récapitule les composantes de la variance estimées avec le modèle "Animal 4" : la variance phénotypique augmente avec l'âge des otaries. Les matrices de variance-covariance G (génétique) et ME (environnement maternel) sont représentées dans les tableaux 7 et 8 respectivement. Les corrélations génétiques entre les différents traits sont moyennes à importantes. En ce qui concerne la variance due à l'environnement maternel, la corrélation entre taille à la naissance et taille au sevrage est positive, mais les corrélations entres ces deux traits et la taille adulte sont négatives. L'héritabilité de la taille corporelle chez l'Otarie à fourrure subantarctique n'est pas constante sur la vie d'un individu. (Tableau 9, figure 6 ; les erreurs standards et l'interval de confiance à 95% ont été calculés suivant Waldmann & Ericsson (2006)).

Trait	$\sigma\varepsilon^2$ (± sd)	σa^2 (± sd)	σme^2 (± sd)	σpe^2 (± sd)	σp^2 (± sd)
Taille à la Naissance	6.43 (0.17)	1.43 (0.04)	1.11 (0.07)	-	8.96 (0.19)
Taille au sevrage	2.69 (0.08)	19.71 (0.58)	3.65 (0.22)	-	26.05 (0.62)
Taille Adulte	18.25 (0.49)	11.77 (0.34)	18.48 (1.12)	9.55 (0.28)	58.06 (1.30)

Tableau 6 : Estimations des composantes de la variance avec le modèle "Animal 4" suivies de leur déviation standard. σe^2 = variance résiduelle, σa^2 = variance génétique additive, σme^2 = variance due à l'environnement maternel, σpe^2 = variance due à l'environnement permanent et σp^2 = variance phénotypique.

G	Taille à la Naissance	Taille au Sevrage	Taille Adulte
Taille à la Naissance	**1.43 (0.04)**	*0.73*	*0.56*
Taille au Sevrage	**3.89 (0.14)**	**19.71 (0.58)**	*0.95*
Taille Adulte	**2.30 (0.10)**	**14.48 (0.43)**	**11.77 (0.34)**

Tableau 7 : Matrice des variances-covariances génétiques. Les estimations sont suivies de leur déviation standard. Les variances et covariances sont en gras et les corrélations (ρ) en italique. Une erreur standard pour les corrélations n'a pas pu être calculée.

ME	Taille à la Naissance	Taille au Sevrage	Taille Adulte
Taille à la Naissance	**1.11 (0.07)**	*0.44*	*- 0.30*
Taille au Sevrage	**0.88 (0.09)**	**3.65 (0.22)**	*- 0.97*
Taille Adulte	**- 1.34 (0.20)**	**- 7.96 (0.49)**	**18.48 (1.11)**

Tableau 8 : Matrice des variances-covariances de l'environnement maternel. Les estimations sont suivies de leur déviation standard. Les variances et covariances sont en gras et les corrélations (ρ) en italique. Une erreur standard pour les corrélations n'a pas pu être calculée.

Trait	h^2 (%)	Erreur Standard (%)	Intervalle de Confiance à 95%
Taille à la Naissance	15.94	0.53	[14.89 ; 16.98]
Taille au Sevrage	75.66	2.79	[70.19 ; 81.13]
Taille Adulte	20.28	0.74	[18.83 ; 21.73]

Tableau 9 : Héritabilité de la taille corporelle chez *Arctocephalus tropicalis*.

- Effets fixes du "modèle animal"

Tous les effets fixes considérés dans le "modèle animal" sont statistiquement significatifs, à l'exception de l'âge de la mère sur la taille à la naissance (Tableau 10). Néanmoins cet effet est vraisemblablement biologiquement significatif (*cf.* Figure 1 de Di Stefano 2004 et Figure 1 de Whittingham *et al.* 2006 pour une illustration du découplage entre biologiquement et statistiquement significatif) et a été conservé dans le modèle.

Trait	Effet	ddl Numérateur	ddl dénominateur	F	p-value
Taille à la Naissance	Age	1	1289	458.10	< 0.001
	Sexe	2*	1289	50.42	< 0.001
	Année	11	1289	8.58	< 0.001
	Age de la Mère	13	1289	1.34	0.195
Taille au Sevrage	Age	1	1289	23 563.11	< 0.001
	Sexe	1	1289	25.58	< 0.001
	Année	7	1289	5.18	< 0.001
	Age de la Mère	10	1289	2.32	0.014
Taille Adulte	Age x Sexe	22	1289	4 626.82	< 0.001
	Année	8	1289	28.95	< 0.001

Tableau 10 : Test des effets fixes du "modèle animal" (ASReml 2.0, Gilmour *et al.* 2006).* Le numérateur a 2 ddl car un individu inclus dans l'analyse est de sexe inconnu.

Les otaries continuent de grandir tout au long de leur vie (Figure 7). Les figures 8 et 9 suggèrent un effet non-linéaire de l'âge de la mère sur la taille à la naissance et surtout au sevrage (*cf.* Annexe 3). En effet, concernant la taille au sevrage, seules les femelles âgées de 9 à 13 arrivent à élever un petit avec un résidu de la taille positif et celui-ci est maximum pour des femelles de 11-12 ans. L'effet de l'année de l'observation confond quant à lui un effet de l'observateur avec un

éventuel effet biologique (*cf.* Figure 10). Concernant la taille adulte, une décroissance des résidus est observée entre 1994 et 2006 mais celle-ci s'explique d'une part du fait qu'en 1994, ce sont principalement des femelles reproductrices (de 7 ans ou plus) qui ont été marquées. Au fil des ans, alors que des individus marqués à la naissance revenaient sur la colonie pour la première fois sur la colonie, les premières classes d'âge (entre 3 et 6 ans) ont pu être échantillonnées, d'où une diminution des résidus. D'autre part, la récolte des données sur le terrain est assurée par une personne différente chaque année. Cette variabilité des observateurs génère du "bruit" dans les données : en 2002, parce que la dernière mesure des jeunes otaries avant le sevrage a eu lieu entre la mi-septembre et la fin septembre au lieu de début octobre, un résidus fortement négatif est observé (*cf.* Figure 10). Certaines années, peu de (voire aucun) petits du pédigree utilisé dans cette étude ont été suivis : en 1998 par exemple, seules 2 femelles inclus dans le pédigree ont été mesurées à la naissance. L'effet "Année" inclus dans le "modèle animal" utilisé dans cette étude confond donc un effet de l'observateur et un éventuel effet de l'environnement.

- Mini-revue des estimations de h^2 et calcul de CV_A

La médiane (recensée dans la littérature) des estimations de h^2 dans des populations sauvages à l'aide d'un "modèle animal" est de 0.17, mais celle-ci est égale à 0.29 en ne considérant que les traits morphologiques (Tableau 11). La position dans la distribution empirique des héritabilités estimées dans cette étude est indiquée par des flêches sur la figure 11.

Héritabilité (h^2)	Effectif	Minimum	Médiane	Moyenne	Maximum
Tous Traits	85	0.00	0.17	0.19	0.67
Traits Morphologiques	35	0.00	0.29	0.32	0.67
Traits d'Histoire de Vie	50	0.00	0.06	0.10	0.46

Tableau 11 : Statistiques descriptives de la distribution empirique des héritabilités.

La mini-revue réalisée permet de comparer les estimations obtenues dans cet étude avec celles déjà publiées (Figure 11 & Tableau 11). La figure 11 retrouve un résultat empirique : les héritabilités des traits d'histoire de vie tendent à être beaucoup plus faibles que celles des traits morphologiques (Merilä *et al.* 2001). L'héritabilité de la taille corporelle à la naissance ($h^2 = 0.16$) et à l'âge adulte ($h^2 = 0.20$) estimée dans cette étude est inférieure à la médiane de l'héritabilité des traits morphologiques ($h^2 = 0.29$). En revanche, l'héritabilité au sevrage ($h^2 = 0.76$) est supérieure au maximum publié ($h^2 = 0.67$).

CV_A n'est pas constant au cours la vie d'une otarie et présente un maximum pour la taille au sevrage (graphe 12). Le nombre effectif d'observations par individu est faible, voire très faible dans le cas de la taille au sevrage (Tableau 12).

	Taille à la Naissance	Taille au Sevrage	Taille Adulte
$r_{AÂ}$ (exactitude)	0.47	0.59	0.56
n_e (nombre effectif)	1.49	0.17	1.83

Tableau 12 : Exactitude du mérite génétique et nombre effectif d'observations.

Analyse de Sélection

- Modèlisation de la fonction d'aptitude

Le modèle linéaire S1, reflétant une hypothèse de sélection directionnelle, a le poids d'AICc le plus important (Tableau 13). Les trois modèles comparés sont représentés sur la figure 13.

Modèle	K	-2*logL	AICc	AICc_w
S0	2	86.51	90.73	12.23%
S1	3	81.11	87.56	59.66%
S2	4	80.11	89.06	28.11%

Tableau 13 : Sélection du modèle de la fonction d'aptitude des otaries femelles adultes.

Le signe positif de S (Tableau 14) signifie que les otaries femelles de haut mérite génétique (les plus grandes) ont également une aptitude supérieure aux autres femelles.

- Réponse évolutive

Le calcul de R nécéssite de multiplier deux variables aléatoires : h^2 issue du "modèle animal" et S issue du modèle linéaire (*cf.* Matériels & Méthodes). Les paramètres estimés avec le "modèle animal" sont 10 fois plus précis que ceux estimés avec le modèle linéaire. L'erreur sur l'estimation des composantes de la variance est ignorée lors du calcul de Sσ, de Rz et de Rσ. Les intervalles de confiance de S, de Sσ, de Rz et de Rσ n'incluent pas zéro.(Tableau 14).

Paramètre	Estimation	Erreur Standard	Intervalle de confiance à 95 %
S	0.0640	0.0274	[0.0103 ; 0.1177]
Sσ	0.4876	0.2086	[0.0787 ; 0.8965]
Rz (cm par génération)	0.3767	0.1612	[0.0608 ; 0.6926]
Rσ (déviation standard par génération = haldane)	0.0494	0.0212	[0.0080 ; 0.0909]

Tableau 14 : Estimation de la réponse à la sélection sur la taille adulte des otaries.

La réponse Rz anticipe un accroissement moyen de 0.38 de l'ensemble de la population des otaries d'au moins 3 ans à la génération suivante. Cette réponse prédite signifie qu'en supposant une héritabilité de la taille à peu prés constante sur quelques générations (< 5), la population des adultes grandirait de 1 cm en moyenne au bout de 3 générations.

DISCUSSION

- Héritabilité

La taille corporelle chez l'Otarie à fourrure subantarctique est héritable : cette étude le montre en tirant profit de l'utilité et de la flexibilité du "modèle animal" pour étudier l'évolution dans les populations naturelles. A partir d'un jeu de données modeste (une seule génération), il a été possible de combiner les informations sur des individus à des stades de vie différents pour estimer des paramètres de génétique quantitative. La figure 7 illustre la croissance corporelle des otaries à fourrure au cours de leur vie. Cette croissance continue assure un apport constant de variance phénotypique dans la population (Tableau 6) en dépit de phénomènes de sélection intra-cohorte entre la naissance et le sevrage (Chambellant *et al.* 2003) et entre le sevrage et l'état adulte (Beauplet *et al.* 2005). Cette augmentation de la variance phénotypique à l'âge adulte est aussi un artefact dû à l'hétérogénéité des mesures réalisées sur des otaries âgées de 3 à plus de 16 ans.

De manière intéressante, l'héritabilité de la taille corporelle chez l'Otarie à fourrure subantarctique sur l'île d'Amsterdam n'est pas constante tout au long de l'ontogénèse des individus mais présente de grandes variations (Figure 6) : elle augmente brusquement au moment du sevrage des jeunes otaries, à la fin des soins maternels avant de décroître de nouveau à l'âge adulte. Ce patron est également observé avec le coefficient de variation CV_A (Figure 12). L'héritabilité de la taille, modeste à la naissance s'explique par une grande variance résiduelle ($\sigma\varepsilon^2$). Chez cette espèce à reproduction annuelle, une femelle finit d'élever un petit alors que l'embryon du prochain petit continue de se développer. Les femelles doivent alors faire un compromis entre reproduction en cours et reproduction à venir, et n'ont que deux mois pour reconstituer des réserves entre le sevrage d'un petit et la naissance du suivant. La variablité de l'environnement marin et la courte période dont disposent les femelles pour reconstituer des réserves pourraient expliquer la grande variance résiduelle observée pour la taille à la naissance. Celle-ci peut-être envisagée comme une extension du phénotype maternel car elle dépend des apports énergétiques de la mère et de sa capacité à finir d'élever un jeune tout en allouant des resources suffisantes au développement du foetus.

La forte augmentation de l'héritabilité de la taille au moment du sevrage peut être le résultat d'une augmentation de la variance génétique additive (σa^2) ou d'une diminution de la variance résiduelle. Le modèle retenu semble suggérer une combinaison des deux : $\sigma\varepsilon^2$ est très faible (Tableau 6) et σa^2 (et CV_A) fort. Deux effets, l'un génétique additif et l'autre lié à l'environnement maternel suffisent alors à expliquer la majeur partie de la variance phénotypique au sevrage. En terme de proportion de la variance totale, la variance due à l'environnement maternel (σme^2) reste stable entre la naissance et le sevrage. La croissance des petits pendant la période d'élevage implique une activation des gènes responsables de la croissance et donc un apport de variance

génétique additive pendant cette période. La corrélation génétique entre taille à la naissance et au sevrage est inférieure à 1 (ρ = 0.73) mais faute de disposer d'une erreur standard, aucun test statistique n'a pu être utilisé. Une corrélation génétique significativement inférieure à 1 suggère soit de la plasticité phénotypique, soit dans le cas de corrélation très faible (proche de zéro) une base génétique complètement différente pour les deux traits analysés (Charmantier & Garant 2005). Ce dernier cas semble peu probable ici. En revanche, la taille au sevrage pourrait être plastique car la croissance corporelle dépend de l'apport énergétique. Or pendant l'ontogénèse des individus (développement embryonnaire, pendant l'élevage et même après le sevrage), la nutrition peut avoir de grandes conséquences via des phénomènes **épigénétiques** sur l'expression de certains gènes chez les mammifères (Waterland & Jirtle 2004). Ces phénomènes peuvent alors expliquer qu'une même base génétique aboutisse à des phénotypes différents via l'activation ou le bâillonnement de gènes.

La corrélation génétique entre taille au sevrage et taille adulte est très forte (ρ = 0.95), ce qui laisserait penser que les bases génétiques de l'ontogénèse de la taille restent les mêmes après le sevrage. La corrélation génétique entre taille à la naissance et taille adulte (ρ = 0.56) quant à elle semble plutôt souligner l'importance des soins maternels sur l'ontogénèse de la taille (voir plus haut). Concernant l'héritabilité de la taille adulte, celle-ci est significativement plus faible que celle au sevrage, mais aussi plus élevée que celle à la naissance (Tableau 9). Cette diminution de l'héritabilité de la taille à l'âge adulte est due à une augmentation en proportion de $\sigma\varepsilon^2$, de σme^2 et à un effet permanent de l'environnement (σpe^2). L'augmentation de la variance résiduelle peut refléter l'hétérogénéité de l'environnement marin que les otaries rencontrent après le sevrage. En revanche, σme^2 devrait théoriquement diminuer après la fin des soins par rapport aux autres composantes de la variance. Néanmoins, d'autres études ont trouvé une persistance de σme^2 à l'état adulte (Wilson et Réale 2006), mais c'est surtout l'augmentation de σme^2 dans le cas présent qui est préoccupante. Cette augmentation pourrait éventuellement traduire des effets développementaux qui se seraient mis en place tôt (pendant l'élevage), voire très tôt (au stade embryonnaire) et qui continueraient d'affecter les individus adultes (Lindström 1999, Waterland & Jirtle 2004). En outre, les effets maternels à l'âge adulte sont corrélés avec ceux à la naissance et au sevrage, mais négativement (*cf.* Tableau 8)! Ce signe négatif est surprenant et pourrait indiquer que le modèle retenu n'est pas optimal. Un modèle excluant un effet de l'environnement maternel à l'âge adulte a été initialement envisagé mais n'a pas convergé avec AIRemlf90. En revanche, il a convergé avec Remlf90 (*cf.* Matériels & Méthodes) et à un AIC de 10280.70, soit bien plus élevée que celui du modèle final (AIC = 10268.96 et ΔAIC > 10). D'autre part, ignorer les effets maternels à l'âge adulte gonfle les effets permanents de l'environnement (σpe^2 = 17.08), tel que le prédit la théorie (Kruuk 2004). L'inclusion d'effets maternels à l'âge adulte semble nécessaire mais la corrélation négative de ceux-ci avec les stades juvéniles demande une exploration plus détaillée.

Enfin, la présence d'effet permanents de l'environnement (σ_{pe}^2) chez cette espèce peut refléter dans une certaine mesure l'expérience individuelle des otaries : chez une espèce proche, l'Otarie à fourrure antarctique (*A. gazella*), la vraisemblance de phénomènes de mémorisation des zones d'alimentation a été démontrée par une approche de modèlisation (Viviant 2006). Chez l'Otarie à fourrure subantarctique, les études de l'écologie en mer des femelles reproductrices montrent que celles-ci tendent à retourner sur les mêmes zones d'alimentation d'un voyage à l'autre *et* d'une année à l'autre (Guinet, comm. pers.). Cet effet mémoire peut expliquer en partie σ_{pe}^2. D'autre part, une distribution hétérogène des proies dans la colonne d'eau peut favoriser les individus de grande taille : les otaries de petite taille atteignent plus rapidement leur profondeur limite (Mori 2002) et sont limitées dans l'accès aux proies par rapport aux individus plus grands. Le modèle retenu dans cette étude illustre l'utilité des mesures répétées afin de ne pas biaiser l'estimation de l'héritabilité (Charmantier *et al.* 2006b).

- Sélection

La fonction d'aptitude des femelles reproductrices est linéaire (Tableau 13 et Figure 13), et donc un différentiel de sélection directionnel agit sur la taille des otaries. Le signe positif de ce différentiel corrobore les résultats de Beauplet *et al.* (2004) et Beauplet & Guinet (sous presse) : les phénotypes maternels les plus grands ont également une plus grande aptitude. Kingsolver *et al.* (2001) ont trouvé une intensité de la sélection médiane en conditions naturelles de 0.16, alors que dans cette étude $S\sigma = 0.49$, ce qui est très fort! Toutefois cette estimation ne tient compte que de la sélection agissant sur les phénotypes femelles. La sélection agissant sur la taille des mâles n'a pas pu être estimée faute de mesure d'aptitude de ceux-ci. Or chez les pinnipèdes, la taille corporelle est un facteur déterminant de la compétition sexuelle entre mâles, car elle détermine leur capacité d'attaque à défendre un harem (Goldsworthy *et al.* 1999). Sur l'île Macquarie où trois espèces d'Otarie à fourrure (*A. gazella*, *A. tropicalis* et *A. forsteri*) vivent en sympatrie, les femelles d'espèces différentes étaient capables de choisir les mâles en fonction de leur phénotype (Goldsworthy *et al.* 1999). Par ailleurs, les otaries à fourrure antarctique femelles choisissent activement le mâle avec lequel elles se reproduisent (Hoffman *et al.* 2007). Ces études suggèrent donc qu'une pression de sélection existe aussi pour les mâles. Cette sélection est sexuelle, or l'intensité de la sélection sexuelle peut être largement supérieure à celle de la sélection de viabilité (Hoekstra *et al.* 2001). Donc la réponse à la sélection, soit 0.37 cm par génération ou 0.05 haldane, dans cette étude est sans doute sous-estimée. Néanmoins, à partir des données actuellement disponibles, une réponse a pu être estimée et il paraît donc raisonnable d'affirmer que l'augmentation de la taille corporelle chez l'Otarie à fourrure subantarctique se reproduisant sur l'île d'Amsterdam est, au moins en partie, le résultat de la microévolution.

En marge de la question initiale sur la micro-évolution, cette étude a mis en évidence une relation intéressante entre l'âge d'une femelle reproductrice et la taille au sevrage de son petit (Figure 9 & Annexe 3) : le résidu de la taille d'une jeune otarie au sevrage est une fonction quadratique de l'âge de sa mère. En conséquence, il existe une fenêtre temporelle intermédiaire dans la vie reproductive d'une femelle où elle produit des petits de meilleure qualité. Ce patron suggère une sénescence des femelles après 13 ans, en accord avec d'autres études sur cette population (Dabin *et al.* 2004, Beauplet *et al.* 2006).

Avoir une grande taille au sevrage peut représenter un avantage dans l'acquisition de l'indépendance alimentaire : d'une part, les individus les plus grands peuvent aussi stocker plus de réserves et d'autre part, les individus les plus petits subissent une plus grande contrainte quant à la profondeur limite qu'ils peuvent atteindre pour chasser leur proies (Mori 2002). Toutefois, les otaries femelles sont plus petites que les mâles tout en ayant un taux de survie post-sevrage supérieur à celui des mâles (Beauplet *et al.* 2005). Ce patron suggère soit que la sélection favorise des individus de petite taille au sevrage (!), soit que mâles et femelles n'ont pas la même écologie en mer. La première hypothèse paraît trés peu probable. En revanche, tous les individus bagués jeunes sur la colonie d'étude de la “Mare aux Éléphants” mais observés adultes sur d'autres colonies (*e.g.* Kerguelen, Macquarie, *cf.* Carte 1) sont des mâles (Guinet, comm. pers.). Ce constat laisse entendre que les mâles se dispersent plus ou peuvent subir une mortalité accrue. D'autre part, chez cette espèce, mâles et femelles adoptent des stratégies différentes pendant la période de soins maternels : les mâles investissent plus dans une croissance structurelle et sont moins gras que les femelles qui tendent à stocker plus de réserves lipidiques (Beauplet *et al.* 2003). Ces stratégies différentes liées au sexe peuvent également expliquer les différences de mortalité apparente observées.

- Validité des différentes hypothèses et limites de l'étude

Le modèle animal fait l'hypothèse d'une population de base non-consanguine, or la population d'Otarie à fourrure subantarctique sur l'île d'Amsterdam a subi un violent goulot d'étranglement et s'est reconstituée à partir d'une centaine d'individus (Guinet *et al.* 1994). La population ici étudiée est donc très probablement consanguine ; en conséquence les estimations des composantes de la variance phénotypique, parce qu'elles reposent sur la matrice de parenté A, ne sont pas exactes. D'autre part, le modèle animal fait l'hypothèse d'effets génétiques purement additifs et ignore les effets dus à la dominance ou à l'épistase. Quoique raisonnables, ces hypothèses demandent à être vérifiées, ce qui est très difficile dans le cas de populations naturelles où l'observateur n'a qu'une faible marge de manoeuvre. Les études sur des organismes modèles proches (*e.g.* le chien, dont le génome a été séquencé, Ellegren 2005) apportera sans doute des informations cruciales sur ces questions.

Par ailleurs, le manque de données sur les liens de paternité et le manque de profondeur du pédigree interdisent l'estimation d'éventuels effets maternels génétiques (Kruuk 2004). Ceux-ci peuvent être dûs au matériel cytoplasmique contenu dans l'oocyte ou au matériel génétique extra-nucléaire (ADN mitochoncrial) hérité maternellement. L'ADN mitochondrial peut avoir des effets sur le long terme chez les espèces longévives (Gemmel *et al.* 2004). L'existence de tels effets signifierait une surestimation de la variance additive génétique dans cette étude.

Le calcul du nombre effectif (n_e) reflète la superfiacilité du pédigree utilisé. Ce nombre effectif est légèrement supérieur à 1 pour les observations sur les nouveaux-nés et les adultes, mais il est très faible (n_e =0.17) pour les individus au sevrage. Ce résultat est inquiétant pour la robustesse des inférences faites à partir des résultats du "modèle animal", et pour l'exactitude de l'héritabilité de la taille au sevrage. D'autre part, dans une revue sur l'estimation des composantes de la variance chez des espèces domestiques de mammifères, Wilson & Réale (2006) concluent que les variations significatives de l'héritabilité traduisent des variations des composantes autres que celle génétique additive. Le coefficient de variation CVA permet de visualiser les variations de la variance génétique additive mieux que l'héritabilité (*cf.* Matériels & Méthodes). Dans le cas présent, la figure 12 traduit des variations prononcées de σ_a^2 au cours de l'ontogénèse des otaries. Ce résultat en désaccord avec Wilson & Réale (2006), la sensibilité du modèle retenu aux valeurs initiales et le fait que l'héritabilité au sevrage ait la valeur la plus forte parmi les études précédentes utilisant un "modèle animal", ont motivé l'utilisation d'une approche Bayesienne d'estimation des composantes de la variance phénotypique (Annexe 4). Cependant, toute la procédure de sélection de modèle n'a pu être faite avec le programme utilisé (gibbs2f90, Mizstal *et al.* 2002) et l'approche Bayesienne se limite donc au modèle final sélectionné par AIC (*i.e.* le modèle "Animal 4"). Les résultats obtenus sont quantitativement différents de ceux obtenus par REML et demandent donc d'être approfondis.

Concernant l'analyse de sélection, la mesure de la fitness utilisée dans cette étude n'est pas entièrement satisfaisante car elle fait deux hypothèses fortes, à savoir une fréquence individuelle de reproduction f et un succès reproducteur p constants au long de la vie reproductive des femelles. Ces hypothèses impliquent donc qu'une femelle ayant une bonne performance reproductive initiale aura également une bonne performance en fin de vie, ce qui est en contradiction avec la sénescence des femelles soupçonnée chez cette espèce (Dabin *et al.* 2004, Beauplet *et al.* 2006, cette étude). De plus, implicitement, toutes les femelles sont supposées avoir la même survie au cours de leur vie reproductive. Cela n'est pas le cas chez la plupart des vertébrés étudiés ni chez cette espèce : Beauplet *et al.* (2006) ont mis en évidence que l'âge influence la survie annuelle des femelles. En conséquence et en dépit de résultats qualitativement cohérents, les résultats quantitatifs de l'analyse de sélection sont à prendre avec précaution car très sensibles à la mesure de l'aptitude utilisée (Hunt

et al. 2004). L'analyse de sélection serait donc à répéter avec une mesure de LRS plus robuste quant à l'incomplétude des données sur l'ensemble de la vie reproductive d'un individu (*e.g.* Rouan *et al.* en préparation).

CONCLUSION & PERSPECTIVES

En conclusion, cette étude met particulièrement en évidence le peu de données disponibles sur les mâles de cette espèce, ce qui limite cette étude. Une amélioration significative serait d'utilisation d'un pédigree moins superficiel (*i.e.* plus d'une génération) et d'ajuster un « modèle animal à coefficients aléatoires » (« random regression », Kruuk 2004, Schaeffer 2004) qui permettrait de modéliser l'ensemble de la croissance de chaque individu, et de calculer une héritabilité en fonction de l'âge. Utiliser un tel modèle demande toutefois beaucoup de données, et notamment des trajectoires individuelles de croissance complètes dont très peu sont disponibles à l'heure actuelle dans la population d'Amsterdam. En outre, ces modèles à regression aléatoires permettraient également d'affiner l'étude des conditions environnementales, notamment dues à la densité-dépendance, sur le phénotype des otaries en incorporant des données environnementales complémentaires (*e.g.* Wilson *et al.* 2006).

Néanmoins, cette étude confirme dans une certaine mesure l'existence contemporaine de phénomènes micro-évolutifs au sein de la population d'Otarie à fourrure subantarctique sur l'île d'Amsterdam. Elle s'ajoute donc à un nombre croissant d'études documentant la micro-évolution en conditions naturelles, et car elle concerne un carnivore marin, augmente le spectre phylogénétique d'espèces étudiées. Toutefois, l'analyse réalisée dans cette étude concerne uniquement la réponse évolutive aux pressions sélectives actuelles et sur une génération. Essayer d'inférer à partir de ces seuls résultats des tendances évolutives ou les causes responsables de la sélection passée et actuelles serait, selon certains auteurs, une impasse conceptuelle (Pigliucci & Kaplan 2006). Cette étude n'est pas une analyse de cause mais une analyse de variance (Lewontin 1974, Jaccard 1983). Des analyses complémentaires sont nécessaires pour établir une relation de causalité entre la réponse observée et différents processus, notamment la performance en mer des femelles reproductrices en fonction de leur taille corporelle. Une approche de modélisation « Individu-Centré » pourrait se révéler très pertinente et particulièrement appropriée ici. Celle-ci est une approche ascendante où les cibles directes de la sélection, les individus, sont explicitement modélisés afin d'expliquer les phénomènes populationnels. Notamment l'existence d'un lien causal entre l'écologie en mer, influencée par la taille des individus, et le succès reproducteur à vie des otaries femelles pourrait être ainsi testé.

BIBLIOGRAPHIE

Anderson D.R., Burnham K.P. & Thompson W.L. (2000) : Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* Vol.64(4), p.912-923.

Badyaev A.V. (2002) : Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.17(8), p.369-378.

Bailleul F., Luque S., Dubroca L., Arnould J.P.Y & Guinet C. (2005) : Differences in foraging strategy and maternal behaviour between two sympatric fur seal species at the Crozet Islands. *Marine Ecology Progress Series* Vol.293, p.273-282.

Beauplet G., Guinet C. & Arnould J.P.Y. (2003) : Body changes, metabolic fuel use and energy expenditure during extended fasting in Subantarctic fur seal (Arctocephalus tropicalis) pups at Amsterdam Island. *Physiological and Biochemical Zoology* Vol.76(2), p.262-270.

Beauplet G., Dubroca L., Guinet C., Cherel Y., Dabin W., Gagne C. & Hindell M. (2004) : Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island : seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Marine Ecology Progress Series* Vol.273, p.211-225.

Beauplet G., Barbraud C., Chambellant M. & Guinet C. (2005) : Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate, and oceanographic conditions. *Journal of Animal Ecology* Vol.74, p.1160-1172.

Beauplet G., Barbraud C., Dabin W. Kussener, C. & Guinet C. (2006) : Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* Vol.112, p.430-441.

Beauplet G. & Guinet C. (sous presse) : Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proceedings of the Royal Society London series B*.

Bernardo J. (1996) : Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist* Vol.36, p.83-105.

Berta A., Sumich J.L. & Kovacs K.M. (2006) : *Marine Mammals Evolutionary Biology*. 2nd edition, Academic Press, Elsevier Inc., 547 pages.

Brodie III E.D., Moore A.J. & Janzen F. (1995) : Visualizing and quantifying selection. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.10(8), p.313-318.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (1998) : *Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. 1st edition, Springer, 353 pages.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (2001) : Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* Vol.28, p.111-119.

Carroll S.P., Loye J.E., Dingle H., Mathieson M., Famula T.R. & Zalucki M.P. (2005) : And the beak shall inherit: evolution in response to invasion. *Ecology Letters* Vol.8, p.944-951.

Chambellant M., Beauplet G., Guinet C. & Georges J.Y. (2003) : Long-term evaluation of pup growth and preweaning survival rates in subantarctic fur seals, Arctocephalus tropicalis, on Amsterdam Island. *Canadian Journal of Zoology* Vol.81, p.1229-1239.

Charmantier A. & Garant D. (2005) : Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society of London series B* Vol.272, 1415-1425.

Charmantier A., Perrins C., McCleery R.H. & Sheldon B. (2006b) : Evolutionary response to selection on clutch size in a long-term study of the mute swan. *American Naturalist* Vol.167(3), p.453-465.

Charmantier A., Perrins C., McCleery R.H. & Sheldon B. (2006c) : Age-dependent genetic variance in a life-history trait in the mute swan. *Proceedings of the Royal Society London series B* Vol.273, p.225-232.

Cobb M. (2006) : Heredity before genetics: a history. *Nature Review Genetics* Vol.7, p.953-958.

Dabin W., Beauplet G., Crespo E.A. & Guinet C. (2004) : Age structure, grotwh and demographic parameters in breeding-age female subantarctic fur seals, Arctocephalus tropicalis. *Canadian Journal of Zoology* Vol.82, p.1043-1050.

Di Stefano J. (2004) : A confident interval approach to data analysis. *Forest Ecology and Management* Vol.187, p.173-183.

Downes S.M. (2004) : Heredity and heritability *in Stanford Encyclopaedia of Philosophy*, http://www.plato.stanford.edu/entries/heredity. Stanford University (visité en décembre 2006).

Ellegren H. (2005) : The dog has its day. *Nature* Vol.438, p.745-746.

Falconer D.S. & Mackay T.F.C (1996) : *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Edition. Pearson Prentice Hall. 464pp.

Fidler F., Cumming G., Burgman M. & Thomason N. (2004) : Statistical reform in medicine, psychology and ecology. *Journal of SocioEconomics* Vol.33, p615-630.

Foulley J.L. (2003) : *Le modèle linéaire mixte*. Rapport Interne de l'INRA-Station de Génétique Quantitative et Appliquée CR de Jouy.

Frankham R. & Kingsolver J. (2004) : Responses to environmental change: adaptation or extinction *in Evolutionary Conservation Biology*. Edited by R. Ferrière, U. Dieckmann & D. Couvet. 1st Edition, Cambridge University Press, 428 pages.

Gemmell N.J., Metcalf V.J. & Allendorf F.W. (2004) : Mother's curse: the effect of mtDNA on individual fitness and population viability. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.19(5), p.238-244.

Georges J.Y. & Guinet C. (2000) : Early mortality and perinatal growth in the subantartic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*) on Amsterdam Island. *Journal of Zoology London* Vol.251, p.277-287.

Georges, J-Y., Sevot, X. & Guinet, C. (1999) : Fostering in a subantarctic fur seal. *Mammalia* Vol.63, p.384-388.

Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R. & Thompson R. (2006) : *ASReml User Guide Release 2.0.* VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK

Goldsworthy S.D., Boness D.J. & Fleischer R.C. (1999) : Mate choice among sympatric fur seals: female preference for conphenotypic males. *Behavioural Ecology and SocioBiology* Vol.45, p.253-267.

Guinet C. & Georges J.Y. (2000) : Growth in pups of the subantarctic fur seals (*Arctocephalus tropicalis*) on Amsterdam Island. *Journal of Zoology London* Vol.251, p.289-296.

Guinet C., Jouventin P. & Georges J.Y. (1994) : Long-term population changes of fur seals *Arctocephalus gazella* and *A. tropicalis* on subantarctic (Crozet) and subtropical (Saint Paul and Amsterdam) islands and their possible relationship to El Niño Southern Oscillation. *Antarctic Science* Vol.6(4) pp.473-478.

Hansen T.F. & Houle D. (2004) : Evolvability, stabilizing selection and the problem of stasis *in Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Edited by M. Pigliucci & K. Preston. 1st edition, Oxford University Press, 443 pages.

Hendry A.P. & Kinninson M.T. (1999) : The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* Vol.53(6), p.1637-1653.

Hereford J., Hansen T.F. & Houle D. (2004) : Comparing strengths of directional selectional selection: how strong is strong? *Evolution* Vol.58(10), p.2133-2143.

Hoekstra H.E., Hoekstra J.M., Berrigan D., Vignieri S.N., Hoang A., Hill C.E., Beerli P. & Kingsolver J.G. (2001) : Strength and tempo of directional selection in the wild. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, Vol.98(6), p.9157-9160.

Hoffman J.I., Forcada J., Trathan P.N. & Amos W. (2007) : Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated. *Nature* Vol.445, p.912-914.

Hunt J., Bussière L.F., Jennions M.D. & Brooks R. (2004) : What is genetic quality? *Trends in Ecology and Evolution* Vol.19(6), p.329-333.

Jaccard A. (1983) : Heritability: One word, three concepts. ***Biometrics*** Vol.39, p.465-477.

Johnson J.B. & Omland K.S. (2004) : Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.19(2), p.101-108.

Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J.M., Berrigan D., Vignieri S.N., Hill C.E., Hoang A., Gibert P. & Beerli P. (2001) : The strength of phenotypic selection in natural populations. *American Naturalist* Vol.157(3), p.245-261.

Kruuk L.E.B., Merilä J. & Sheldon B.C. (2003) : When environmental variation short-circuits natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.18(5), p.207-209.

Kruuk L.E.B. (2004) : Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B* Vol.359 p.873-890.

Lande R. & Arnold S.J. (1983) : The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* Vol.37(6), p.1210-1226.

Lewontin R.C. (1974) : The analysis of variance and the analysis of causes. *American Journal of Human Genetics* Vol.26, p.400-411.

Lindström J. (1999) : Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.14(9), p.343-348.

Lynch M. & Walsh B. (1998) : *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. 1st Edition. Sinauer Associates, Inc. Suderland Massachusetts. 980pp.

McAdam A.G., Boutin S., Réale D. & Berteaux D. (2002) : Maternal effects and the potential for evolution in a natural population of animals. *Evolution* Vol.56(4), p.846-851.

Merilä J., Sheldon B.C. & Kruuk L.E.B. (2001) : Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* Vol.112-113, p.199-222.

Misztal I., Tsuruta S., Strabel T., Auvray B., Druet T. & Lee D.H. (2002) : *BLUPF90 and related programs (BGF90) in* Proceedings of the Seven World Congress of Genetics and Applied Livestock Production Sciences, Montpellier, France. http://www.nce.ads.uga.edu/~ignacy/programs.html

Mori Y. (2002) : Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.15, p.269-276.

Nelder J.A. (1999) : Statistics for the Millenium: from statistics to statistical science. *The Statistician* Vol.48(2), p.257-269.

Nicholls H. (2006) : Digging for Dodo. *Nature* Vol.443, p.138-140.

Nussey D.H., Clutton-Brock T.H., Elston D.A., Albon S.D. & Kruuk L.E.B. (2005) : Phenotypic plasticity in a maternal trait in red deer. *Journal of Animal Ecology*, Vol.74 pp.387-396.

Pawitan Y. (2001) : *In All Likelihood: Statistical Modelling and Inference Using Likelihood*. 1st Edition, Oxford University Press, 528 pages.

Pigliucci M. (2005) : Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* Vol.20(9), p.481-486.

Pigliucci M. & Kaplan J. (2006) : *Making Sense of Evolution: The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology*.1st edition, The University of Chicago Press, 300 pages.

Pineiro J.C. & Bates D.M. (2000) : *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. 1st edition, Springer-Verlag, 528 pages.

Primack R. B. (2002) : *Essentials of Conservation Biology*. 3rd edition, Sinauer Associates, Inc. Publishers, 698 pages.

Réale D, Festa-Bianchet M. & Jorgenson J.T. (1999) : Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity* Vol.83, p.526-532.

Réale D., McAdam A.G., Boutin S. & Berteaux D. (2003) : Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society London series B* Vol.270, p.591-596.

Reznick D., Rodd H. & Nunney L. (2004) : Empirical evidence for rapid evolution *in Evolutionary Conservation Biology* Ed. by R. Ferrière, U. Dieckmann & D. Couvet. 1st edition, Cambridge University Press, 428 pages.

Rouan L., Gaillard J-M., Guédon Y. & Pradel R. (en préparation) : Estimation of lifetime reproductive success when breeding status cannot always be assessed.

Ryan P.G., Bloomer P., Moloney C., Grant T.J. & Delport W. (2007) : Ecological speciation in South Atlantic island finches. *Science* Vol.315, p.1420-1423.

Schaeffer L.R. (2004) : Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science* Vol.86, p.35-45.

Schwarz C.J. (2006) : *Sampling, Regression, Experimental Design and Analysis for Environmental Scientists, Biologists, and Resources Managers 2006*. http://www.stat.sfu.ca/~cschwarz/Stat-650/Notes/PDF/ALLchapters.pdf (visité en mai 2007).

Shaw R.G. (1987) : Maximum-Likelihood approaches applied to quantitative genetics of natural populations. *Evolution* Vol.41(4), p.812-826.

Stephens P.A., Buskirk S.W. & del Rio C.M. (2006) : Inference in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.22(4), p.192-197.

Viviant M. (2006) : *Modélisation des stratégies alimentaires de l'otarie à fourrure de Kerguelen (Arctocephalus gazella) en fonction de la distribution spatio-temporelle des ressources*. Thèse de Master 1, Paris XI.

Waldmann P. & Ericsson T. (2006) : Comparison of REML and Gibbs sampling estimates of multi-trait genetic parameters in Scots pine. *Theoretical and Applied Genetics* Vol.112, p.1441-1451.

Waterland R.A. & Jirtle R.L. (2004) : Early nutrition, epigenetic changes at transposons and imprinted genes, and enhanced susceptibility to adult chronic diseases. *Nutrition* Vol.20, p.63-68.

Weimerskirsch H., Inchausti P., Guinet C. & Barbraud C. (2003) : Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* Vol.15(2), p.249-256.

West B.T., Welsh K.B. & Gatecki A.T. (2007) : *Linear Mixed Models: a Practical Guide Using Statistical Software*. 1st edition, Chapman & Hall, 353 pages.

Whittingham M.J., Stephens P.A., Bradbury R.B. & Freckleton R.P. (2006) : Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* Vol.75, p.1182-1189.

Wilson A.J., Coltman D.W., Pemberton J.M., Overall A.D.J., Byrne K.A. & Kruuk L.E.B. (2005a) : Maternal genetic effects set the potential for evolution in a free living vertebrate population. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.18, p.405-414.

Wilson A.J., Kruuk L.E.B. & Coltman D.W. (2005b) : Ontogenetic patterns in heritable variation for body size: using random regression models in a wild ungulate population. *American Naturalist* Vol.166(6), p.E177-E192.

Wilson A.J., Pemberton J.M., Pilkington J.G., Coltman D.W., Mifsud D.V., Clutton-Brock T-H. & Kruuk L.E.B. (2006) : Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLoS Biology* Vol.4(7): e216 doi:10.1371/journal.pbio.0040216

Wilson A.J. & Réale D. (2006) : Ontogeny of additive and maternal genetic effects: effects from domestic mammals. *American Naturalist* Vol.167(1), p.E23-E38.

Wolf J.B., Brodie III E.D., Cheverud J.M., Moore A.J. & Wade M.J. (1998) : Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.13(2), p.64-69.

Wynen L.P., Goldsworthy S.D., Guinet C., Bester M.N., Boyd I.L., Gjertz I., Hofmeyr G.J.G., White R.W.G. & Slade R. (2000) : Postsealing genetic variation and population structure of two species of fur seal (*Arctocephalus gazella* and *A. tropicalis*). *Molecular Ecology* Vol.9 pp.299-314.

GLOSSAIRE

Adaptation : dans le cadre de cette étude, un trait est considéré comme adaptatif s'il existe un lien causal présent entre ce trait et l'aptitude d'un organisme dans un environnement donné.

Aptitude (« fitness ») : la contribution génétique d'un individu à la génération suivante ; le nombre de descendants produits par un individu par rapport au nombre moyen produit par les autres individus de la population.

Covariance environnementale : Une corrélation purement statistique entre aptitude et phénotype due à l'influence de conditions environnementales. L'existence d'une covariance environnementale peut fausser l'estimation de l'action de la sélection et d'une réponse évolutive, et peut dans certains cas résoudre le paradoxe de la stase évolutive.

Déséquilibre gamétique : l'ensemble des mécanismes aboutissant à la formation de combinaisons non aléatoires de gènes lors de la méïose.

Dominance : concerne les interactions en allèles d'un même locus. Certain(s) allèle(s), parce que simplement présent(s) dans un génotypique hétérozygote, entraîne(nt) l'expression d'un phénotype caractéristique de cet/ces allèle(s).

Différentiel de sélection / gradient de sélection : une mesure de l'action de la sélection sur un trait phénotypique entre deux générations calculée à partir de la relation entre aptitude et phénotype. Si plusieurs traits corrélés sont analysés ensemble à l'aide de régressions multiples, il est alors question de gradients de sélection.

Effets génétiques indirects : on parle d'effets génétique indirects lorsque des gènes présents chez des individus différents (notamment apparentés) vont influencer le phénotype d'un individu focal. Les soins parentaux sont un type d'effets génétiques indirects qui aboutissent à une plus forte ressemblance entre individus d'une même fratrie car ceux-ci partagent le même environnement.

Épigénèse : l'étude des causes responsables de changements héritables dans l'expression de gènes, changement qui ne sont pas liés à une modification d'une séquence d'ADN.

Épistase : décrit l'ensemble des interactions non-additives entre allèles de loci différents.

Front polaire antarctique : zone de rencontre entre deux masse d'eaux : les eaux circum-antarctiques et les eaux subantarctiques, caractérisée par un fort gradient de température.

Génétique quantitative : l'étude de caractères phénotypiques probablement influencés par un grand nombre de loci, en général inconnus. Les inférences sont basées sur les ressemblances phénotypiques entre individus apparentés.

Hérédité : en biologie, la transmission verticale (de parents à progéniture) d' « information » (ADN, protéines, *etc...*) dont l'expression entraîne une ressemblance phénotypique entre individus.

Héritabilité : la fraction de la variance phénotypique due à la seule variance génétique.

Méiose : chez les organismes diploïdes, les mécanismes de division cellulaires responsable de la formation de cellules haploïdes à vocation reproductive (gamètes).

Mérite génétique : la somme des effets génétiques additifs d'un individu pour un trait phénotypique donné. Il mesure l'effet attendu des gènes passés par cet individu à sa descendance.

Microévolution : l'étude des changements génétique intra- et inter-populationnels chez une espèce sur une échelle de temps écologique.

« Modèle animal »: un type de modèle linéaire mixte généralisé couramment utilisé en agriculture et zootechnie afin de sélectionner les génotypes les plus intéressants (vis-à-vis d'un ou plusieurs traits phénotypiques). Sa flexibilité et les progrès informatiques (temps de calcul) permettent son application aux populations sauvages pour étudier l'évolution en milieu naturel.

Modèle Linéaire Mixte : un modèle linéaire intégrant à la fois des effets fixes (affectant la moyenne des observations) et des effets aléatoires (tirés au hasard d'une population plus grande). Ces derniers introduisent une forme de stochasticité dans le modèle et renforce le pouvoir inférentiel du modèle.

Partitionnement de la variance : la décomposition de la variance phénotypique d'un trait en une somme de différents facteurs causaux. La causalité est une hypothèse du partitionnement.

Plasticité phénotypique : décrit deux phénomènes, un individuel et un populationnel. A l'échelle de l'individu, la plasticité phénotypique décrit la capacité des conditions environnementales à induire différents phénotypes à partir d'un même génotype. A l'échelle de la population, la plasticité phénotypique reflète une mesure statistique de l'effet de l'environnement sur la valeur moyenne d'un trait phénotypique mesuré sur tous les génotypes présents dans la population. L'évolution se mesurant à l'échelle de la population, c'est cette deuxième définition qui est pertinente dans le cadre du présent rapport.

Sélection naturelle : décrit le patron comme l'agent causatif de l'évolution adaptative. Comme agent causal, la sélection naturelle est l'ensemble des mécanismes discriminants vis-à-vis d'un phénotype qui entraînent des différences d'aptitude entre individus d'une population. Dans le cas des études de sélection, la sélection naturelle décrit un patron : la distribution d'un trait phénotypique au sein d'une population. Il n'est pas nécessaire de connaître les agents causaux responsables de cette distribution (et de son évolution) pour calculer une pression de sélection, laquelle ne permet pas *per se* d'inférer l'identité des causes (présentes ou passées).

Spéciation : l'apparition par divers mécanismes évolutifs de nouvelles espèces. Classiquement, la spéciation sépare la microévolution de la macroévolution.

Succès Reproducteur à Vie (« **L**ifetime **R**eproductive **S**uccess ») : l'ensemble des descendants produits par un individu. Le LRS intègre à la fois survie et fécondité, ce qui en fait une mesure de l'aptitude appropriée pour les études de sélection..

Variance génétique : fraction de la variance phénotypique d'un trait pouvant être attribuer à des différences génétiques entre individus. Elle englobe une composante additive (somme des effets de chaque locus), une composante de dominance (interaction entre allèle d'un même locus) et une composante épistatique (interaction non-additive entre différents loci).

ANNEXE 1

Études publiées après 2000 utilisant un « modèle animal » sur données récoltées sur des populations naturelles ou semi-naturelles de vertébrés.

Brommer J.E., Merilä J., Sheldon B. & Gustafsson L. (2005) : Natural selection and genetic variation for reproductive reaction norms in a wild bird population. *Evolution* Vol.59(6), p.1362-1371.

Charmantier A., Kruuk L.E.B., Blondel J. & Lambrechts M.M. (2004) : Testing for microevolution in body size in three blue tit populations. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.17, p.732-743.

Charmantier A., Perrins C., McCleery R.H. & Sheldon B. (2006b) : Evolutionary response to selection on clutch size in a long-term study of the mute swan. *American Naturalist* Vol.167(3), p.453-465.

Charmantier A., Perrins C., McCleery R.H. & Sheldon B. (2006a) : Quantitative genetics of age at reproduction in wild swans: support for antagonistic pleitropy models of senescence. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* Vol.103(17), p.6587-6592.

Coltman D.W., O'Donoghue P., Hogg J.T. & Festa-Bianchet M. (2005) : Selection and genetic (co)variance in Bighorn Sheep. *Evolution* Vol.59(6), p.1372-1382.

Garant D, Kruuk L.E.B., McCleery R.H. & Sheldon B.C. (2004) : Evolution in a changing environment: a case study with Great Tit fledging mass. *American Naturalist* Vol.164(5), E115-129.

Kruuk L.E.B., Clutton-Brock T.H., Slate J., Pemberton J.M., Brotherstone S. & Guinness F.E. (2000) : Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* Vol.97(3), p.698-703.

Kruuk L.E.B., Slate J., Pemberton J.M., Brotherstone S., Guinness F. & Clutton-Brock T. (2002) : Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. *Evolution* Vol.56(8), p1683-1695.

MacColl A.D.C & Hatchwell B.J. (2003) : Heritability of parental effort in a passerine bird. *Evolution* Vol.57(9), p.2191-2195.

McCleery R.H., Pettifor R.A., Armbuster P., Meyer K., Sheldon B.C. & Perrins C.M. (2004) : Components of variance underlying fitness in a natural population of the Great Tit *Parus major*. *American Naturalist* Vol.164(3), E62-E72.

Merilä J., Kruuk L.E.B. & Sheldon B.C. (2001) : Natural selection on the genetical component of variance in body condition in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.14, p.918-929.

Milner J.M., Pemberton J.M., Brotherstone S. & Albon S.D. (2000) : Estimating variance components and heritabilities in the wild: a case study using the 'animal model' approach. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.13, p.804-813.

Nussey D.H., Postma E., Gienapp P. & Visser M.E. (2005) : Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* Vol.310, p.304-306.

Réale D., Berteaux D., McAdam A.G. & Boutin S. (2003) : Lifetime selection on heritable life-history traits in a natural population of red squirrels. *Evolution* Vol.57(10), p.2416-2423.

Sheldon B.C., Kruuk L.E.B. & Merilä J. (2003) : Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the Collared Flycatcher. *Evolution* Vol.57(2), p.406-420.

Wilson A.J., Coltman D.W., Pemberton J.M., Overall A.D.J., Byrne K.A. & Kruuk L.E.B. (2005a) : Maternal genetic effects set the potential for evolution in a free living vertebrate population. *Journal of Evolutionary Biology* Vol.18, p.405-414.

Wilson A.J., Kruuk L.E.B. & Coltman D.W. (2005b) : Ontogenetic patterns in heritable variation for body size: using random regression models in a wild ungulate population. *American Naturalist* Vol.166(6), E177-E192.

ANNEXE 2

Calcul du Succès Reproducteur à Vie des otaries à fourrure subantarctiques femelles : Beauplet & Guinet (sous presse)

La plupart (96%) des femelles reproductrices de la colonie de la « Mare aux Éléphants » se reproduise entre l'âge de 7 et 16 ans (Dabin *et al.* 2004). Beauplet & Guinet (sous presse) ont donc considéré que la vie reproductive d'une otarie femelle est de 10 ans. Le jeu de données ici utilisé incorpore un plus grand nombre d'année de suivis que celui de Dabin *et al.* (2004), et la grande majorité des nouveaux-nés (>97%) sont nés quand leur mère avait entre 7 et 16 ans.
Pour les femelles dont un suivi d'au moins 5 ans entre l'âge de 7 et 16 ans était disponible, une fréquence de reproduction *f* et une proportion *p* de jeunes émancipés ont été calculées :

f = Nombre d'années où une femelle se reproduit / nombre total d'années où cette femelle est observée ;

p = Nombre de petits émancipés avec une forte probabilité de recrutement futur / nombre d'années où une femelle se reproduit.

Beauplet *et al.* (2005) ont corrélé la survie post-sevrage d'une otarie avec son taux de croissance massique (en kg par jour) pendant l'élevage. Le taux de croissance massique est calculé comme la pente de la régression entre la masse et l'âge d'un juvénile (Chambellant *et al.* 2003). Chez les pinnipèdes, ce taux de croissance massique n'est pas positif sur toute la période d'élevage (Chambellant *et al.* 2003). Dans la population étudiée, les jeunes otaries atteignent leur masse maximale vers l'âge de 230 jours (Guinet & Georges 2000). Le calcul du taux de croissance massique utilise alors l'ensemble des poids d'un petit entre sa naissance et environ 230 jours d'âge. Un taux de croissance massique supérieur à 0.04 kg/jours est corrélé avec une forte probabilité de survie post-sevrage du juvénile.
Sous la condition d'une fréquence et d'une performance de reproduction constantes, le succès reproducteur à vie d'une femelle est :

$$LRS = 10 * f * p$$

Ce calcul tend à surestimer la proportion de "bonnes femelles", *i.e.* il ignore les femelles qui ne survivent pas aux coûts de leur première reproduction (Beauplet *et al.* 2006). Il suppose aussi implicitement que toutes les femelles ont une même probabilité de survie et que celle-ci est indépendante de l'âge et du statut reproducteur, ce qui n'est probablement pas le cas (Beauplet *et al.* 2006). Implicitement toujours, les différences de qualité individuelles entre début et fin de reproduction sont effacées, or celles-ci peuvent être en désaccord avec le patron moyen de la population (Cam *et al.* 2002).

Bibliographie citée :

Beauplet, G., Barbraud, C., Chambellant, M. & Guinet, C. (2005) : Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate, and oceanographic conditions. *Journal of Animal Ecology* Vol.74, p.1160-1172.

Beauplet, G., Barbraud, C., Dabin, W., Kussener, C. & Guinet, C. (2006) : Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos* Vol.112, p.430-441.

Beauplet G. & Guinet C. (sous presse) : Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proceedings of the Royal Society London series B*.

Cam E., Link W.A., Cooch E.G., Monnat J-Y. & Danchin E. (2002) : Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *American Naturalist* Vol. 159(1), pp.96-105.

Chambellant M., Beauplet G., Guinet C. & Georges J.Y. (2003) : Long-term evaluation of pup growth and preweaning survival rates in subantarctic fur seals, Arctocephalus tropicalis, on Amsterdam Island. *Canadian Journal of Zoology* Vol.81, p.1229-1239.

Dabin W., Beauplet G., Crespo E.A. & Guinet C. (2004) : Age structure, grotwh and demographic parameters in breeding-age female subantarctic fur seals, Arctocephalus tropicalis. *Canadian Journal of Zoology* Vol.82, p.1043-1050.

ANNEXE 3

Effet de l'âge de la mère sur la taille à la naissance
et au sevrage des petites otaries

L'effet de l'âge de la taille sur la taille à la naissance et au sevrage donne l'impression d'une relation quadratique (graphe 14, tableau 14) :

	Taille à la Naissance		**Taille au sevrage**	
Paramètres	Estimation ± SE	p-value	Estimation ± SE	p-value
Constante	-8.37 ± 1.29	< 0.001	-19.92 ± 5.47	0.008
(Age de la mère)	1.48 ± 0.25	< 0.001	3.82 ± 0.99	0.006
(Age de la mère)²	-0.06 ± 0.01	< 0.001	-0.17 ± 0.04	0.006

Tableau 14 : Modélisation de l'effet de l'âge de la mère sur les résidus de la taille à la naissance et au sevrage des petits. La modélisation est faite à l''aide d'un modèle linéaire généralisé avec une erreur normale (GLM, K=4).

Cette relation non-linéaire entre l'âge de la mère et le résidus de la taille du petit à la naissance suggère que les mères acquièrent une certaine expérience après quelques reproductions avant de produire des jeunes de meilleure qualité. Néanmoins, cette qualité des jeunes diminue de nouveau pour des femelles très âgées, ce qui suggère une sénescence des femelles. Cet effet est plus marqué pour la taille au sevrage : cette dernière intègre l'ensemble de l'investissement maternel, de la gestation à la lactation, et reflète mieux l'ensemble des coûts liés à l'élevage d'un petit.

Afin de ne pas forcer un effet de sénescence liée purement à l'ajustement d'un modèle quadratique de l'âge, des modèles non-paramétriques ont également été envisagés dans l'optique de confirmer l'existence d'un optimum des résidus de la taille. Les modèles utilisés ici sont des modèles additifs généralisés (« **G**eneralized **A**dditive **M**odels ») qui vont permettre d'ajuster des « splines » cubiques (soit des morceaux de fonctions polynomiales) au nuage de points. L'avantage des « splines » est qu'aucune hypothèse n'est faite sur la *forme globale* du nuage de points. Le package « mgcv » de R permet d'ajuster des modèles additifs généralisés en précisant le nombre de degrés de libertés utilisés par les « splines » et fournit plusieurs critères qui vont permettre de comparer les modèles. Notamment le critère GCV (« Generalized Cross Validation », Golub *et al.* 1979, Wood 2006) permet de sélection un meilleur modèle. La philosophie du GCV est proche de celle du « Jack-knife » où, de manière itérative, un point est supprimé du jeu de donnée puis prédit avec le reste des données. Le GCV identifie le modèle qui minimise la distance entre chaque point observé et sa valeur prédite à partir du reste du nuage de points.
Les modèles généralisés additifs considérés utilisent 4 degrés de libertés, comme les modèles linéaires généralisés. Les résultats sont résumés dans le tableau 15.

	Taille à la Naissance		**Taille au Sevrage**	
	GLM	GAM	GLM	GAM
R²-ajusté	0.783	0.778	0.591	0.660
Déviance expliquée	81.9%	81.5%	62.8%	73.6%
GCV	0.3366	0.3446	1.3889	1.1548
-2*logL	16.22	15.91	22.68	24.53
n	13	13	10	10

Tableau 15 : Comparaisons des modèles GLM & GAM

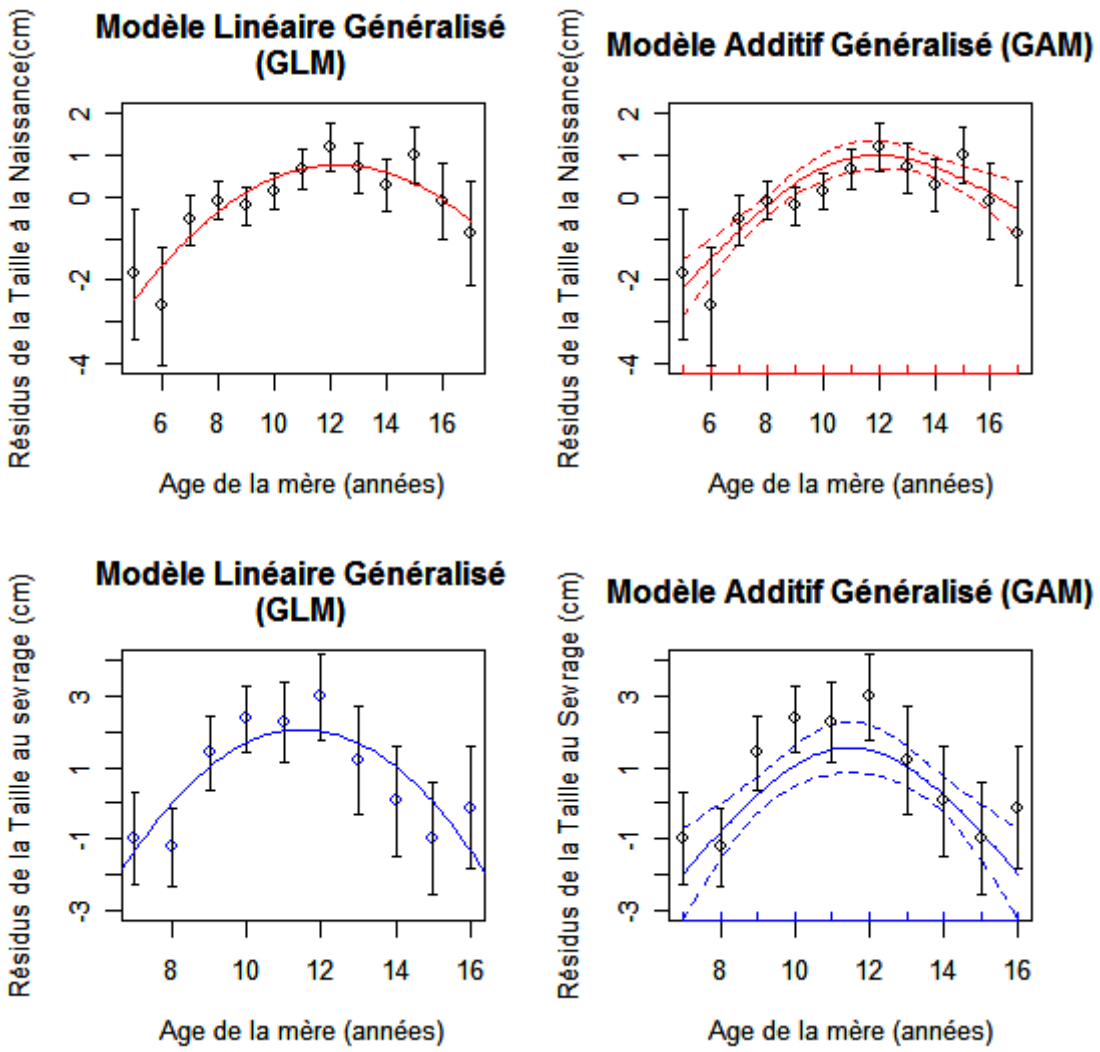
Modèle Linéaire Généralisé (GLM)
Modèle Additif Généralisé (GAM)
Résidus de la Taille à la Naissance(cm)
Résidus de la Taille au sevrage (cm)
Résidus de la Taille au Sevrage (cm)
Age de la mère (années)

Figure 14 : Effet de l'âge de la mère sur la taille à la naissance et au sevrage des jeunes otaries. Des modèles GLM et GAM ont été ajustés avec le package « mgcv » du logiciel R. Les barres correspondent à ± 1 erreur standard.

Ainsi, les modèles paramétrique et non-paramétrique sont équivalents concernant l'influence de l'âge maternel pour la taille à la naissance. En revanche, le modèle non-paramétrique est supérieur au modèle paramétrique (son GCV est moindre) dans le cas de la taille au sevrage. Dans les deux cas, la forme de la relation entre résidus de la taille et âge de la mère est non-linéaire et présente un optimum pour des âges intermédiaires, en accord avec une sénescence des otaries femelles (Figure 14).

Bibliographie citée :

Golub G.H., Heath M. & Wahba G. (1979) : Generalized Cross-Validation as a method for choosing a ridge parameter. *Technometrics* Vol.21(2), p.215-223.

Wood S. (2006) : *Generalized Additive Models: an Introduction with R*. Chapman & Hall, CRC Press416 pages.

Code sous R :

```
library(mgcv)
m1=gam(BodyLength~s(Dam_Age,k=3,fx=TRUE,bs="cr",m=0),family=gaussian) #GAM
D_A2=Dam_Age^2
m2=gam(BodyLength~Dam_Age+D_A2,family=gaussian) #GLM
summary.gam(m1)
summary.gam(m2)
```

ANNEXE 4

Amorce d'approche bayesienne au problème d'estimation des composantes de la variance phénotypique

La famille de programme BLUPF90 inclut des programmes utilisant l'algorithme « Gibbs » et autorise donc d'estimer les composantes de la variance par une approche Bayesienne. Le programme utilisé est « gibbs2f90 » (Mizstal *et al.* 2002) avec un burn-in de 10 000 et un nombre d'itérations de 100 000. Un échantillon sur vingt a été retenu pour évaluer la distribution postérieure des paramètres.
L'analyse des distibutions *a-posteriori* des paramètres s'est faîte sous le logiciel R, à l'aide des packages « boa » et « KernSmooth » en suivi la démarche de Waldmann & Ericsson (2006). Le tableau 16 et le graphe 15 résument les résultats concernant l'héritabilité de la taille chez l'Otarie à fourrure subantarctique.

h^2	Médiane	Moyenne	Mode	Intervalle de Crédibilité à 95%
Taille à la Naissance	0.3260	0.3414	0.2592	[0.1218 ; 0.6468]
Taille au Sevrage	0.4258	0.4320	0.4102	[0.2398 ; 0.6693]
Taille Adulte	0.2163	0.2199	0.2130	[0.0984 ; 0.3586]

Tableau 16 : Distributions *a-posteriori* de l'héritabilité.

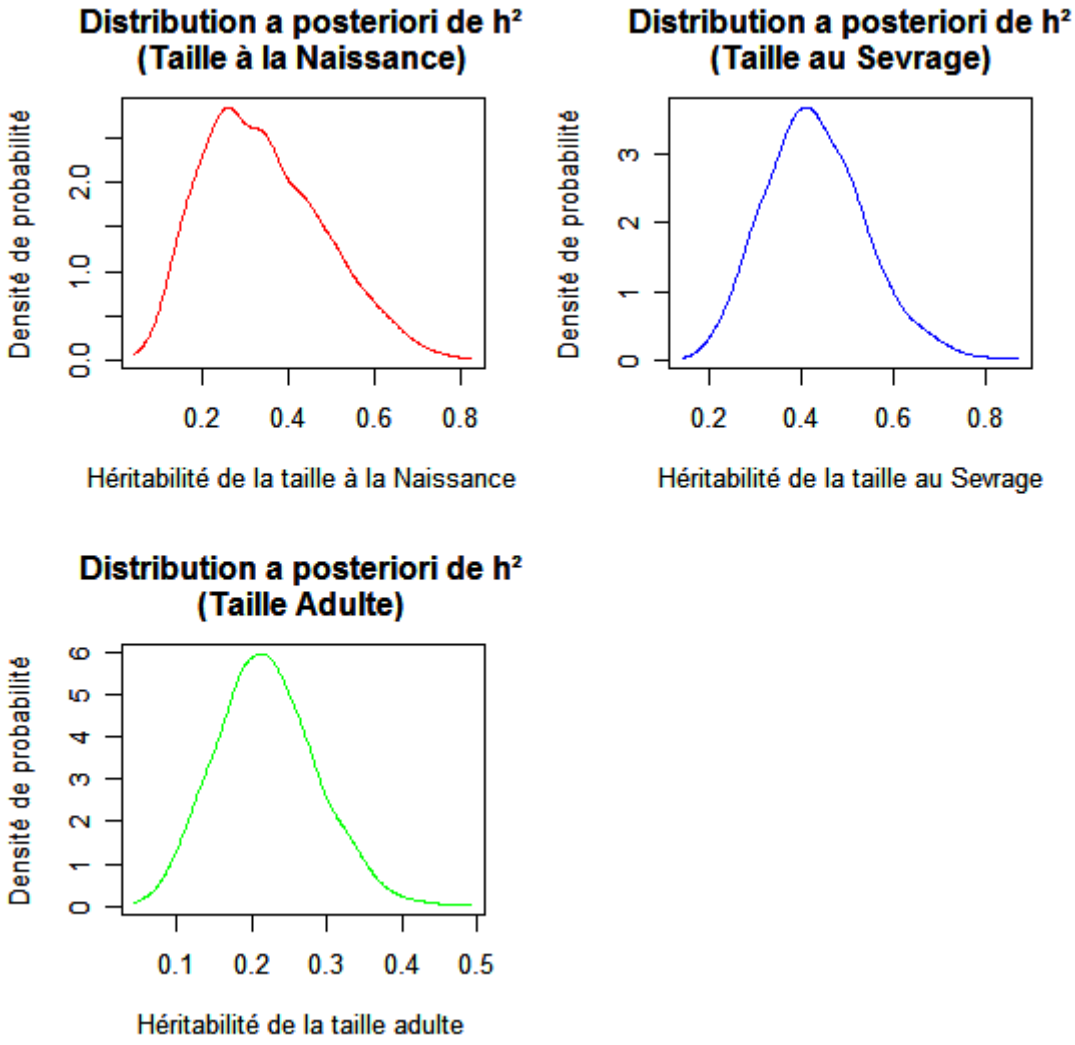

Figure 15 : Distribution *a-posteriori* des héritabilité de la Taille chez l'Otarie à fourrure subantarctique.

D'une manière générale, les estimations par REML semblent plus précises que celles par l'échantillonneurs « Gibbs » (*cf.* tableaux 9 et 15). Les intervalles de crédibilité montrent que l'héritabilité de la taille à la naissance et la taille au sevrage estimées avec une approche Bayesienne ne sont pas significativement différentes de celles estimées par REML. En revanche, l'héritabilité de la taille au sevrage estimée par REML est supérieure (h^2 = 75.66%) à celle estimée avec l'échantillonneur « Gibbs ». Soria *et al.* (1998 *in* Waldmann & Ericsson 2006) trouvent un résultat similaire.

Par ailleurs, la distribution de l'héritabilité de la taille à la naissance n'est pas symétrique (le mode est différent de la moyenne et de la médiane, Figure 15). Dans le cas de valeur faible d'une variance, Tassel *et al.* (1995 *in* Waldmann & Ericsson 2006) ont trouvé que le mode des distribution *a-posteriori* ont tendance à sous-estimer la vraie valeur de la variance. Cela pourrait être le cas de la taille corporelle à la naissance, où la variance observée est relativement faible.

Wright *et al.* (2000) comparent les méthodes d'estimation des composantes de la variance par REML et avec l'échantillonneur « Gibbs ». A l'instar de cette étude, les deux méthodes d'estimation ne donnent pas les mêmes résultats. Ils concluent que les estimateurs REML pourraient être plus performants, surtout lorsque des distributions *a-priori* non-informatives sont utilisées dans l'approche Bayesienne. Les distribution *a-priori* utilisées par « gibbs2f90 » sont non-informatives et il n'est pas possible de les changer pour évaluer la sensibilité du modèle à différentes distributions (Legarra, *comm. pers.*). En revanche, dans une autre étude comparative, Waldmann & Ericsson (2006) concluent à la congruence des estimations par la moyenne des distributions *a-posteriori* et par REML.

Clairement, la comparaison des méthodes REML et via l'échantillonneur « Gibbs » exige une plus grande attention et représente un champs d'investigation en soi. La discordance des résultats dans la présente étude est inquiétante quant à la robustesse des inférences faîtes. Toutefois et en dépit de ces différences quantitatives, les approches Bayesienne et par Maximum de Vraisemblance démontrent toutes les deux une héritabilité de la taille corporelle qui n'est pas constante au cours de la vie des otaries. De plus les estimations de l'héritabilité de la taille corporelle à l'âge adulte par REML et échantillonneur « Gibbs » sont congruentes.

Bibliographie citée :

Misztal I., Tsuruta S., Strabel T., Auvray B., Druet T. & Lee D.H. (2002) : *BLUPF90 and related programs (BGF90) in* Proceedings of the Seven World Congress of Genetics and Applied Livestock Production Sciences, Montpellier, France. http://www.nce.ads.uga.edu/~ignacy/programs.html

Waldmann P. & Ericsson T. (2006) : Comparison of REML and Gibbs sampling estimates of multi-trait genetic parameters in Scots pine. *Theoretical and Applied Genetics* Vol.112, p.1441-1451.

Wright D.R., Stern H.S. & Berger P.J. (2000) : Comparing traditional and Bayesian analyses of selection experiments in animal breeding. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, Vol.5(2), p.240-256.

ANNEXE 5

Code du modèle « Animal 4 » sous AIRemlf90 et sous ASReml 2.0

AIRemlf90 (ou un programme de la famille BLUPF90)

```
# Modèle « Animal 4 »
DATAFILE
MT3DataRemlf90.txt
NUMBER_OF_TRAITS
3
NUMBER_OF_EFFECTS
9
OBSERVATION(S)
15 16 17
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS TYPE_OF_EFFECT[EFFECT NESTED]
4 5 0 1 cross            # 1 age
3 3 0 2 cross            # 2 sex
0 0 6 22 cross           # 3 age.sex
7 8 9 12 cross           # 4 observation year
12 0 0 13 cross          # 5 dam age at birth
0 13 0 10 cross          # 6 dam age at weaning
1 1 1 1168 cross         # 7 additive genetic effect
2 2 2 274 cross          # 8 maternal environment effect
0 0 1 1168 cross         # 9 permanent environment effect
RANDOM_RESIDUAL VALUES
6.828 0 0                # initial values from Remlf90
0 2.851 0
0 0 18.23
RANDOM_GROUP
7
 RANDOM_TYPE
 add_animal
 FILE
 Pedigree.ped
 (CO)VARIANCES
1.416 3.805 2.306        # initial values from Remlf90
3.805 19.33 14.46
2.306 14.46 12.02
RANDOM_GROUP
8
 RANDOM_TYPE
 diagonal
 FILE

 (CO)VARIANCES
1.021 0.9724 -1.114      # initial values from Remlf90
0.9724 3.955 -8.154
-1.114 -8.154 18.69
RANDOM_GROUP
9
 RANDOM_TYPE
 diagonal
 FILE

 (CO)VARIANCES
 0 0 0                   # initial values from Remlf90
 0 0 0
 0 0 9.372
```

ASReml 2.0

```
FurSealAnimalModel #Modèle « Animal 4 »
 Ind !A !P        #1 individual
 Sire !A          #2
 Dam !A !P        #3
 Sex !I           #4
 AgeB !I          #5 age for body length at birth
 AgeW !I          #6 age for body length at weaning
 agesex !I        #7 age and sex of adults
 OCB !I           #8 observation year for body length at birth
 OCW !I           #9 observation year for body length at weaning
 OCA !I           #10 observation year for adult body length
 DAB !I           #11 age of dam at birth of ind
 DAW !I           #12 age of dam at weaning of ind
 DAsex !I         #13
 BLBirth          #14 body length at birth
 BLWean           #15 body length at weaning
 BLAd             #16 body length when adult
ASRemlPedigree.ped !SKIP 1 !ALPHA
MT3DataASReml.txt !SKIP 1
MT3DataASReml.txt !SKIP 1 !MAXIT 1 !SUM !DISPLAY 2 !BMP !MVINCLUDE,
!ASUV !DDF 1 !FCON !AISING

BLBirth BLWean BLAd ~ Trait.AgeB,                                  # fixed effects
at(Trait,1).Sex at(Trait,1).OCB at(Trait,1).DAB,                   # fixed effects
at(Trait,2).AgeW at(Trait,2).Sex at(Trait,2).OCW at(Trait,2).DAW,  # fixed effects
at(Trait,3).agesex at(Trait,3).OCA,                                # fixed effects
!r !{ Trait.Ind !} Trait.ide(Dam) at(Trait,3).ide(Ind) !f mv        # random effects
1 2 3
0 0 IDV
Trait 0 US !GF  # !GF tells ASReml 2.0 to keep parameter values constant
6.4282          # values from AIRemlf90
0 2.6928
0 0 18.249
Trait.Ind 2
3 0 US !GF
1.4286
3.8883 19.708
2.3047 14.477 11.774
Ind 0 AINV
Trait.ide(Dam) 2
3 0 US !GF
1.1079
0.88414 3.6478
-1.3442 -7.9577 18.480
ide(Dam) 0 IDV
at(Trait,3).ide(Ind) 1
ide(Ind) 0 IDV 9.5547 !GF
```

ANNEXE 6

Abbréviations & Symboles utilisés

A : matrice des relations de parenté entre individus

AIC : « Akaike Information Criterion » ou Critère d'Information d'Akaike

β : vecteur des effets fixes inclus dans un modèle mixte

β : gradient de sélection

CV_A : coefficient de variation génétique

f : fréquence de reproduction

E( ) : espérance mathématique

ε : vecteur des erreurs résiduelles dans un modèle mixte

G : matrice des variances-covariances génétiques

γ : terme de sélection non-linéaire

H^2 : héritabilité au sens large

h^2 : héritabilité au sens restreint

K : nombre de paramètres d'un modèle

L : Vraisemblance d'un modèle en fonction des données disponibles

LRS : succès reproductif à vie (ou « Lifetime Reproductive Success)

LS : « Least Squares » ou « Moindres Carrés »

ML : « Maximum Likelihood » ou « Maximum de Vraisemblance »

m : mérite génétique

n_e : nombre efficace d'observations

p : proportion de petits émancipés avec une forte probabilité de recrutement dans la population

R : matrice des variances-covariances résiduelles

R_z : Réponse à la sélection

R_σ : Réponse à la sélection standardisée par la déviation standard

REML : « REstricted Maximum Likelihood » ou « Maximum de Vraisemblance Marginale »

$r_{A\hat{A}}$: exactitude du mérite génétique estimé

ρ : corrélation génétique

S : Différentiel de Sélection

S_σ : Différentiel de Sélection standardisé par la déviation standard

σ : déviation standard

$\sigma^2 = Var( )$: variance

u : vecteur des effets aléatoires dans un modèle mixte

w : aptitude relative d'un individu (w = W / E(W), où W est une mesure de l'aptitude)

z : trait phénotypique d'intérêt